ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie



4e SERIE T. 1 1979 N° 3

Paru le 30 septembre 1979

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales — B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie — C : Sciences de la Terre, géologie et paléontologie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.

— pour les **abonnements** et **achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1979

Abonnement général : 640 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 490 F.
Section B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie : 100 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 130 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 1, 1979, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), nº 3

SOMMAIRE



Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 1, 1979,
section C, no 3 : 155-201.

Nouvelle étude du crâne du type de *Scaloposaurus constrictus* Owen, 1876, spécimen jeune, Therocephalia, Scaloposauria, Scaloposauridae, de la zone à *Cistecephalus* (Permien supérieur) d'Afrique australe

par † Christiane Hélène Mendrez-Carroll *

Mme Ch. Mendrez-Carroll est décédée en novembre 1978 à la suite d'un funeste accident. Cet article posthume a été retrouvé dans ses papiers par M. le Pr. Carroll ; nous sommes heureux de le publier ; il annonce ce qu'aurait pu être le destin scientifique de Mme Mendrez-Carroll qui se consacrait à l'étude des Reptiles mammaliens.

Résumé. — Une nouvelle étude du crâne de *Scaloposaurus constrictus* et une comparaison avec *Nanicticephalus*, *Zorillodontops*, *Scalopolacerta* et *Ericiolacerta* ont permis de redéfinir la famille des Scaloposauridae, limitée aux genres *Scaloposaurus* et *Nanicticephalus* de la zone à *Cistecephalus*. Des trois genres de la zone à *Lystrosaurus*, *Ericiolacerta* est conservé à part, dans la famille des Ericiolacertidae. *Scalopolacerta* gen. nov. (espèce-type : *S. hoffmani*) est une forme à museau court, dont le degré d'évolution est comparable à celui de *Tetracynodon darti*, forme à museau long de la même zone.

Abstract. — A new study of the skull of *Scaloposaurus constrictus* and a comparison with *Nanicticephalus*, *Zorillodontops*, *Scalopolacerta* and *Ericiolacerta* have permitted a redefinition of the family Scaloposauridae, limited to the genera *Scaloposaurus* and *Nanicticephalus* from the *Cistecephalus*-zone. Amongst the three *Lystrosaurus*-zone genera, *Ericiolacerta* is kept separately in the family Ericiolacertidae. *Scalopolacerta* gen. nov. (type species : *S. hoffmani*) is a short-snouted form of which the degree of evolution is comparable to that of *Tetracynodon darti*, a long-snouted form from the same zone.

Introduction

Depuis la première publication concernant *Scaloposaurus constrictus* par Owen en 1876, le spécimen-type avait été partiellement préparé par Broom, en 1910, et Watson, en 1931, qui s'étaient surtout intéressés à la partie postérieure du palais. Watson en outre avait dégagé la partie ventro-postérieure de la région otique et l'occiput. M. R. Croucher, du British Museum (Natural History), alternant préparation mécanique et préparation à l'acide, a mis au jour tout ce qu'il était possible de dégager sans endommager le spécimen, fragile en raison de sa petitesse, d'une fracture transversale oblique au niveau des orbites, et de l'érosion d'une partie du toit crânien et de l'occiput.

Hormis les faces internes de la boîte crânienne, le type de *Scaloposaurus constrictus* peut maintenant être étudié comme un reptile moderne.

* *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France. — Redpath Museum, McGill University, Montréal, Canada.*

Liste des abréviations des noms de collections

A.M.N.H., American Museum of Natural History, New York, USA.
B.M.(N.H.), British Museum (Natural History), London, Angleterre.
B.P.I. no. F.../M..., Bernard Price Institute for Palaeontological Research, Johannesburg, République Sud-Africaine. (F = numéro du catalogue de fouille ; M = numéro du catalogue de musée.)
I.G.P.Tü, Institute und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität, Tübingen, République Fédérale Allemande.
C.U.M.Z., University Museum of Zoology, Cambridge, Angleterre.
N.M.B., National Museum, Bloemfontein, République Sud-Africaine.
R.C., Rubidge Collection, Wellwood, Graaff-Reinet, République Sud-Africaine.
S.A.M., South African Museum, Cape Town, République Sud-Africaine.

Genre **SCALOPOSAURUS** Owen, 1876

Origine du nom : Gr. σκάλοψ, taupe ; σαυρος, lézard. (*Cf.* Owen, 1876 : 24.)

Diagnose : Scaloposauridae à petit crâne, très élargi postérieurement en raison de la saillie des arcades zygomatiques ; à museau court à constriction postcanine marquée ; à occiput bas. La barre sous-orbitaire et les arcades zygomatiques et postorbitaires sont faibles. L'amorce de l'arcade zygomatique est en continuité avec le bord dentigère du maxillaire. L'arcade postorbitaire est incomplète mais le processus latéral du postorbitaire est long. La région intertemporale est large. Le foramen pinéal, de dimensions moyennes, est situé antérieurement. Les crêtes para-sagittales sont mousses. Le jugal est long et s'étend sur la face en avant des orbites. Le pariétal ne participe pas à l'occiput. Le palais secondaire est de type très spécialisé : plaques palatales des maxillaires dont les bords mésiaux sont parallèles entre eux de C^2 à PC^6 et s'insèrent dans la gorge latérale formée par les bords dédoublés des processus maxillaires de la plaque antérieure des vomers. Au même niveau cette dernière est concave, tandis que plus en avant elle est convexe, saillant entre les plaques palatales du maxillaire. Les processus transverses des ptérygoïdes sont étendus et fortement concaves latéralement. Les transverses sont relativement longs, étroits à l'avant et largement étalés à l'arrière. Le complexe para-basisphénoïde présente de larges extensions latéralement aux tubercules *spheno-occipitalia*. Le bord inférieur du dentaire forme une courbe régulière. A la mâchoire supérieure, deux canines carénées sont bien individualisées de chaque côté. Les postcanines supérieures sont coniques en vue latérale. Les postcanines inférieures antérieures sont coniques, les postérieures tricuspides, mais à cuspides mésiale et distale faibles. Les dents des séries postcanines sont serrées les unes contre les autres. Leur implantation est de type para-thécodonte sans os d'attachement. Le remplacement apparaît relativement lent.

Formule dentaire : $\frac{(x + 2)}{3}$ I $\frac{2 \text{ (ou +) pC, 2C}}{1C}$ $\frac{9}{11}$ PC.

Espèce : **Scaloposaurus constrictus** Owen, 1876

Origine du nom : nom spécifique attribué en raison de la constriction de la région maxillaire (*cf.* Owen, 1876 : 24).

Matériel : seulement l'holotype.

Holotype : crâne et mandibule.

Collection : British Museum (Natural History) (London, England) : B.M.(N.H.) no. R. 1723.

Horizon : zone à *Cistecephalus* (*s.l.*) probablement, selon Watson (1931 : 1180), mais plutôt zone à *Lystrosaurus*, selon Kitching (oct. 1970, *commun. pers.* ; 1977 : 66) qui, ayant trouvé des spécimens d'aspect extérieur analogue, dans la zone à *Lystrosaurus*, tend à penser que le type provient aussi de cette zone. Le même auteur (1977) indique que le terme de « Sneeuwberg range » est un nom de « localité » sujet à caution car cette chaîne de montagnes correspond à une vaste

région où affleurent la zone à *Cistecephalus* s.s., la zone à *Daptocephalus* et la zone à *Lystrosaurus*. Cependant, « en l'état actuel de nos connaissances, le sédiment entourant le type présente un aspect qui ne diffère pas de celui entourant des spécimens provenant avec certitude de la zone à *Cistecephalus*. Aussi, en l'absence d'autres arguments, nous laisserons le type de ce genre dans la zone à *Cistecephalus*. » (Mendrez-Carroll, *in* : Étude des épiptérygoïdes, en cours de publication). Owen (1876 : 25) qualifiait ce sédiment d' « argillite d'aspect liasique ». Par ailleurs, la provenance de la zone à *Cistecephalus* de la forme très voisine, *Nanictocephalus*, n'est pas mise en doute. Par conséquent, il semble raisonnable d'affirmer que des spécimens d'aspect extérieur voisin ont existé de la zone à *Cistecephalus* s.s., à la zone à *Lystrosaurus* et que l'attribution à un genre plutôt qu'à un autre doit être basée essentiellement sur l'étude du palais.

Localité : inconnue, dans les Sneeuwberg.

Diagnose : *Scaloposaurus constrictus* est la seule espèce admise. Le spécimen-type de *Scaloposaurus hoffmani*, espèce créée par Crompton en 1955, ne présentant pas les caractéristiques du palais secondaire de *Scaloposaurus*, correspond selon moi à un genre voisin (que je suggère de nommer *Scalopolacerta* gen. nov. : voir p. 196).

DESCRIPTION

Le type de *Scaloposaurus constrictus* correspond, semble-t-il, à un spécimen juvénile. Il est caractérisé par la petitesse du crâne et sa forme globuleuse ; la taille relativement grande des orbites [dans sa description originale Owen (1876 : 25) note que les « fosses temporales ne sont pas plus grandes que les orbites. »] et le faible développement des crêtes parasagittale et lambdoïde (d'où une courbe quasi régulière entre les faces dorsale et occipitale) faisant apparaître, comme l'avait noté Watson (1931 : 1180), l'interpariétal en vue dorsale ; l'absence de crête médio-frontale ; et la présence, en vue occipitale, de ce que Owen (1876 : 25) considérait comme une région non ossifiée entre supraoccipital et pariétal, analogue à celle des Lacertilia. Cependant, cette lacune correspond chez ces derniers à une région de kinétisme... qui n'apparaît pas chez *Scaloposaurus*.

Broom, en 1914 et 1932, cite d'autres caractères qui pourraient être considérés comme juvéniles : (1914 : 17) « l'arcade zygomatique est mince et l'arcade postorbitaire imparfaite » [cependant Owen (1876 : 25) considérait que les orbites et fosses temporales étaient séparées par la « combinaison des postorbitaires et malaires » (jugaux)] ; (1932 : 72) « le jugal est très mince au niveau des barres sous-orbitaires et de l'arcade zygomatique ». Cependant chez une forme plus petite, *Ericiolacerta*, ces régions sont fortes.

Il semble donc que les mêmes caractères peuvent, suivant les cas, être considérés comme des caractéristiques juvéniles ou comme des caractéristiques spécifiques, voire génériques, de formes adultes de petite taille.

L'aspect de la dentition apporte peu d'indications ; Owen (1876 : 25) en notait le « caractère général insectivore », et dès 1895 (: 990), Seeley remarquait que les postcanines étaient tricuspides. Les seules formes accessibles pour comparaison sont les Lacertiliens prédateurs vivant actuellement : on sait que la plupart des jeunes sont insectivores mais s'ils changent de régime à l'état adulte, leur type de dentition ne change pas, sauf cas exceptionnel (*Tupinambis*). Les différences ne sont vraiment notables qu'entre les grands types de mode alimentaire (herbivore, myrmécophage, prédateur) selon Hotton (1955 : 112). Autrement dit, il ne semble pas possible de lier de façon stricte l'aspect de la denture et le régime alimentaire, ni d'en déduire le degré de maturité du spécimen considéré.

Certains auteurs tels que Lydekker (1890 : 70), Broom (1932, fig. 23 A-B) et Lehman (1961 : 253), considèrent que le museau de *Scaloposaurus* est long. Par contre, Sigogneau (1963 : 34) fit remarquer que *Scaloposaurus* était une forme à museau court.

Tous les auteurs, y compris Watson (1931 : 1180), insistent sur l'absence de foramen pinéal chez *Scaloposaurus*. Cependant, chez le type, l'empreinte de ce foramen (*f.pi*, fig. 1 et 2) est visible au milieu de la fracture osseuse existant à la face dorsale des pariétaux. Par contre, les spécimens provenant de la zone à *Lystrosaurus* et rapportés à ce genre par Broom (1932, fig. D, E, F et 1936 : 370-371, fig. 17), Kitching [*in* Crompton (1955 : 172) et Kitching (1977 : 90, 93, 98-100)] ne possèdent pas de foramen pinéal. S'il est prouvé que ces spécimens appartiennent au genre *Scaloposaurus*, la fermeture de ce foramen pourrait être un des caractères distinguant les formes de la zone à *Cistecephalus* et celles de la zone à *Lystrosaurus*. L'état actuel de nos connaissances quant aux spécimens de la zone à *Lystrosaurus* ne nous permet pas de savoir si la différence est spécifique. Un autre Thérocéphale de petite taille, *Tetracynodon*, existe dans deux zones du Beaufort : *T. tenuis*, dans la zone à *Daptocephalus*, et *T. darti*, dans la zone à *Lystrosaurus*, mais les deux espèces, plus récentes que le type de *Scaloposaurus* (de la zone à *Cistecephalus* sensu stricto ?) ne possèdent pas de foramen pinéal.

Principales mesures du crâne (en mm)

Longueur du crâne	env. 52
Largeur maximale	env. 35
Largeur intertemporale minimale	9
Largeur interorbitaire minimale	11
Distance entre le bord antérieur des prémaxillaires et le bord antérieur de l'orbite.	env. 25,5
Distance entre le bord antérieur des prémaxillaires et le bord de la fenêtre temporale.	env. 37,5
Distance entre le bord antérieur des prémaxillaires et le carré	env. 49
Largeur du museau au niveau de la constriction postcanine	12
Hauteur du museau au même niveau	env. 9
Hauteur maximale de l'occiput	env. 15
Largeur maximale de l'occiput	env. 35
Longueur totale de la denture maxillaire	?
Longueur totale de la rangée postcanine supérieure, à gauche	9
Diamètre mésio-distal de la principale canine supérieure (première gauche)	1,5
Longueur maximale de la mandibule	48
Longueur maximale du dentaire	42,5
Hauteur de la branche horizontale à mi-longueur du dentaire	4,5
Hauteur du processus coronoïde	9
Épaisseur du processus coronoïde, à mi-hauteur	4

Les figures sont des reconstitutions. En raison de la très faible déformation du crâne, seul un très léger écrasement dorso-ventral de la région fronto-pariétale a dû être corrigé. Les régions manquantes ou n'ayant pas été dégagées pour des raisons de consolidation ont, du côté gauche, été reconstituées par symétrie. La longueur du museau a été reconstituée en tenant compte essentiellement du dentaire moins érodé que le prémaxillaire. Le septomaxillaire gauche a été reconstitué par symétrie, le droit étant seul partiellement conservé.

I. CRÂNE

A. — Crâne dermique

Le crâne est presque complet et peu déformé : l'extrémité du museau et une partie de la barre sous-orbitaire et de l'arcade zygomatique gauches manquent ; par ailleurs, un très léger écrasement dorso-ventral de la région fronto-pariétale est à noter.

Le crâne est petit et s'accorde avec la description de Sigogneau (1963 : 34) : il est « assez trapu », à « museau court », et il « s'élargit fortement au niveau de la fosse temporale pour acquérir un contour plus ou moins triangulaire ».

1. **Face dorsale** (fig. 1 et 2)

Les deux prémaxillaires (*Pmx*, fig. 1, 2, 5, 6, 7 et 8) sont presque entièrement érodés, et ne subsistent que sous forme de fragments : du côté gauche, le fragment postérieur restant, porteur de la dernière incisive, est partiellement recouvert par le maxillaire ; du côté droit, la situation est analogue mais le fragment, un peu plus grand, porte deux incisives : l'avant-dernière est abrasée, la dernière est entière, mais sa surface est érodée dans le plan du palais, un autre fragment subsiste en contact avec le vomer (*Vo*). Étant donné l'état des prémaxillaires, le nombre total des incisives supérieures reste incertain (supérieur à deux).

Le septomaxillaire (*Smx*, fig. 1), comme l'a noté Watson (1931 : 1182), « est seulement représenté par une section de son processus facial du côté droit. Il n'y a pas de preuve de l'existence d'un foramen septomaxillaire, bien qu'il y ait pu en avoir un, comme c'était probablement le cas, présent plus en avant. » Cette région est très endommagée.

Le maxillaire (*Mx*, fig. 1, 2, 5, 6, 7, 8 et 17-A et C) est long et peu élevé. Selon Watson (1931 : 1180-82), il diffère de celui de *Ericiolacerta* en ce que le bord ventral du processus zygomatique du maxillaire passe doucement au bord portant les dents. En effet, chez *Scaloposaurus*, le bord inférieur du maxillaire est en pente douce de l'arcade zygomatique au bord alvéolaire, tandis que chez *Ericiolacerta*, un décrochement existe entre l'arcade zygomatique et la rangée dentaire. La région antérieure du maxillaire « s'évase fortement vers l'extérieur juste en dessous de sa suture avec le nasal, de telle façon qu'elle rappelle un *Dasypus* et suggère que la face s'étendait réellement considérablement plus en avant que la région cassée du spécimen. » Ceci n'est pas le cas : en effet, il reste suffisamment de prémaxillaire et de septomaxillaire pour permettre de reconstituer *Scaloposaurus* avec une face plus courte que ne l'ont représentée Broom puis Watson. « Chaque maxillaire, immédiatement sous la suture avec le septomaxillaire, est perforé par un très grand foramen dirigé vers l'avant, exactement similaire à celui d'*Ericiolacerta.* » Le maxillaire se prolonge loin en arrière et participe à la barre sous-orbitaire (fig. 6-B). La formule maxillaire est : 2 (+ ?) I, 2 (ou +) pC, 2 C, 9 PC. Le détail en est discuté plus loin (voir chapitre dentition).

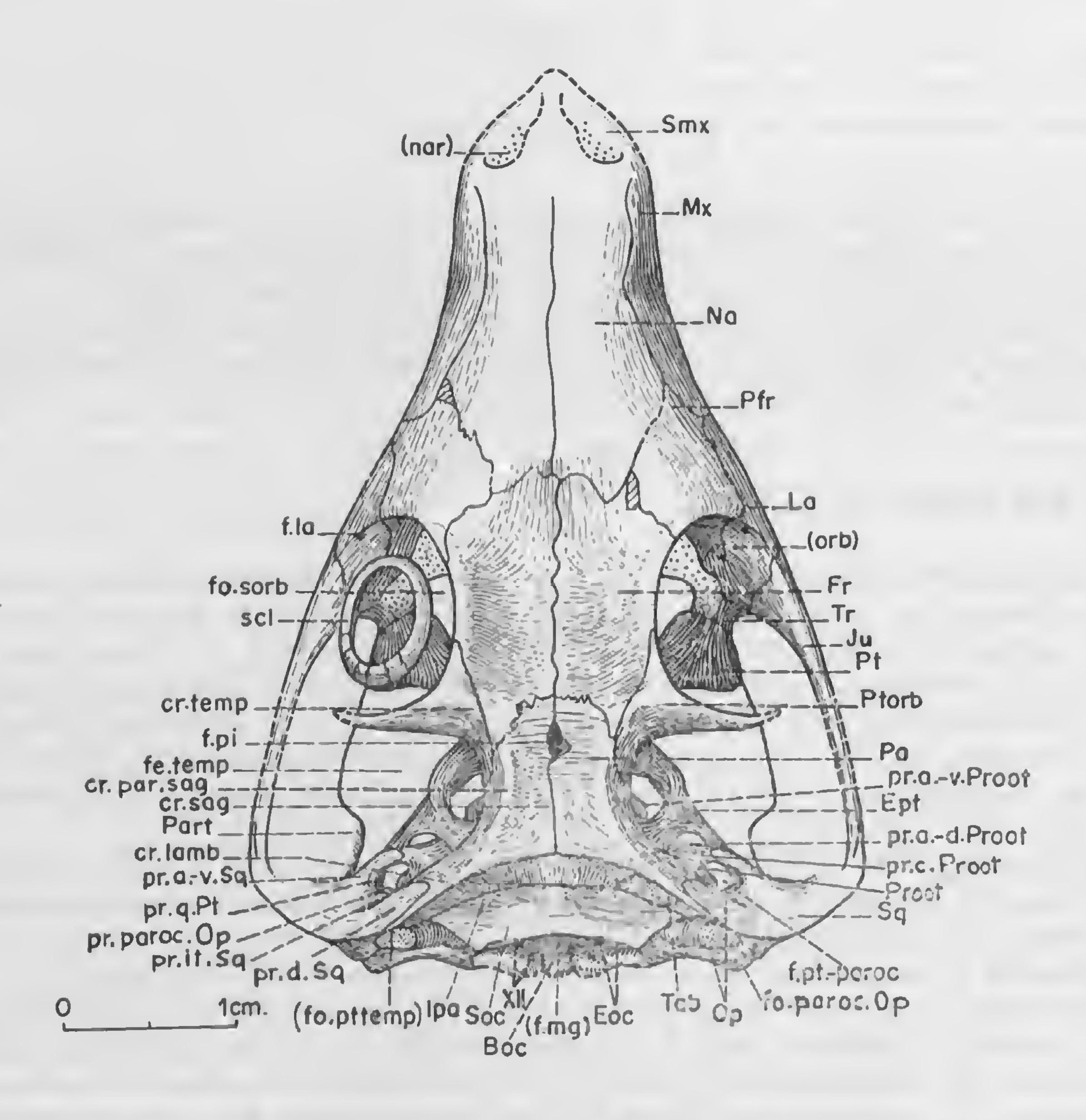


FIG. 1. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) no. R. 1723. Reconstitution de la face dorsale.

Boc, basioccipital ; *cr.lamb*, crête lambdoïde ; *cr.temp*, crête temporale ; *cr.par.sag*, crête parasagittale ; *cr.sag*, crête sagittale ; *Eoc*, exoccipital ; *Ept*, épiptérygoïde ; *f.la*, foramen lacrymal ; *f.mg*, foramen magnum ; *f.pi*, foramen pinéal ; *f.pt.-paroc*, foramen ptérygo-paroccipital ; *fe.temp*, fenêtre temporale ; *fo.paroc.Op*, fosse paroccipitale de l'opisthotique ; (*fo.pttemp*), fosse posttemporale ; *fo.sorb*, fosse sous-orbitaire ; *Fr*, frontal ; *Ipa*, interpariétal ; *Ju*, jugal ; *La*, lacrymal ; *Mx*, maxillaire ; *Na*, nasal ; (*nar*), narine ; *Op*, opisthotique ; (*orb*), orbite ; *Pa*, pariétal ; *Part*, préarticulaire ; *Pfr*, préfrontal ; *pr.a.-d.Proot*, processus antéro-dorsal du prootique ; *pr.a.-v.Proot*, processus antéro-ventral du prootique ; *pr.a.-v.Sq*, processus antéro-ventral du squamosal ; *pr.c.Proot*, processus central du prootique ; *pr.d.Sq*, processus dorsal du squamosal ; *pr.it.Sq*, processus intermédiaire du squamosal ; *pr.paroc.Op*, processus paroccipital de l'opisthotique ; *pr.q.Pt*, processus carré du ptérygoïde ; *Proot*, prootique ; *Pt*, ptérygoïde ; *Ptorb*, postorbitaire ; *scl*, anneau scléral ; *Smx*, Septomaxillaire ; *Soc*, supraoccipital ; *Sq*, squamosal ; *Tab*, tabulaire ; *Tr*, transverse ; *XII*, foramens internes pour le nerf hypoglosse.

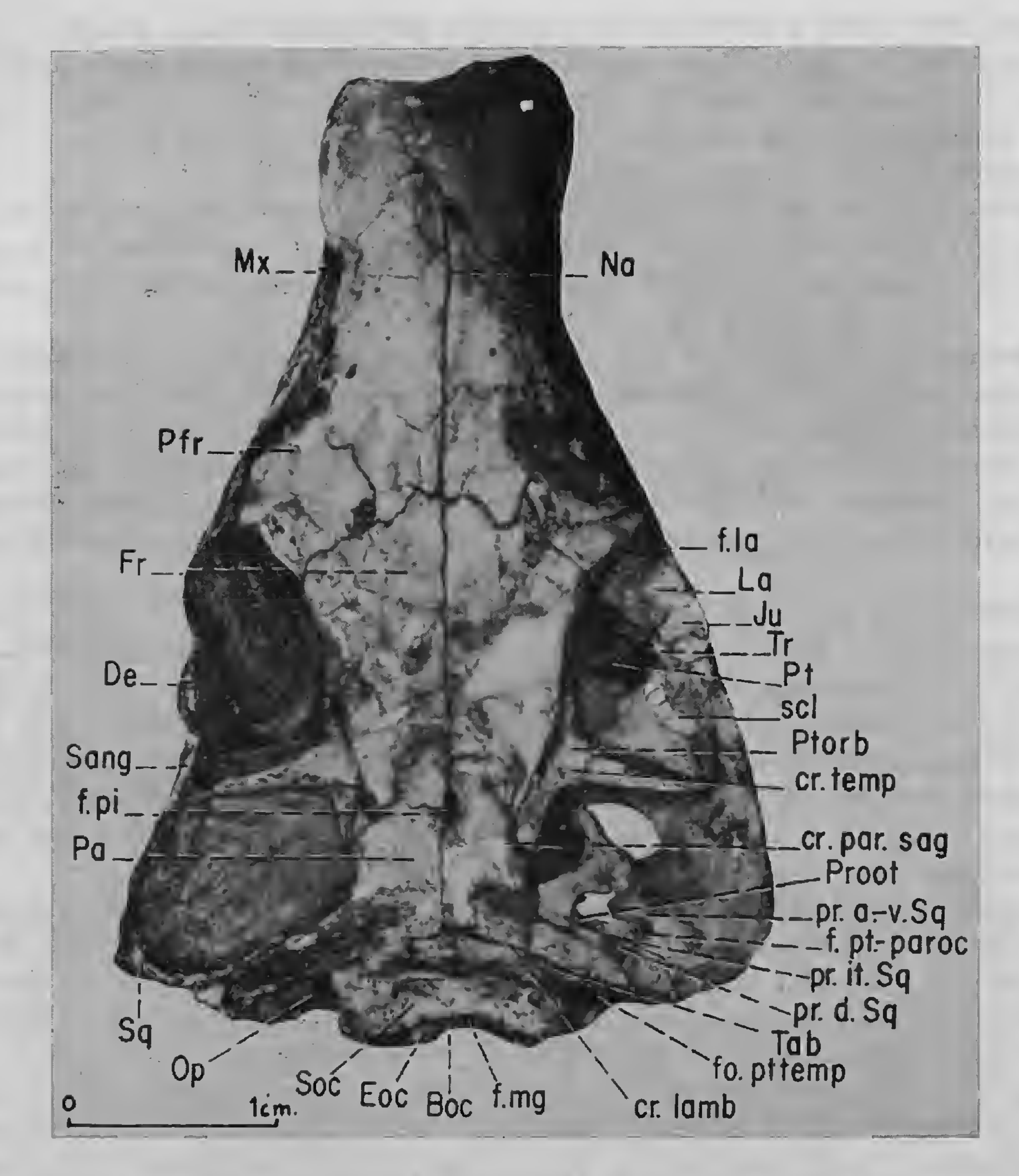


Fig. 2. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) no. R. 1723. Photographie de la face dorsale.

Boc, basioccipital ; *cr.lamb*, crête lambdoïde ; *cr.par.sag*, crête parasagittale ; *cr.temp*, crête temporale ; *De*, dentaire ; *Eoc*, exoccipital ; *f.la*, foramen lacrymal ; *f.mg*, foramen magnum ; *f.pi*, foramen pinéal ; *f.pt.-paroc*, foramen ptérygo-paroccipital ; *fo.pttemp*, fosse posttemporale ; *Fr*, frontal ; *Ju* jugal ; *La*, lacrymal ; *Mx*, maxillaire, *Na*, nasal ; *Op*, opisthotique ; *Pa*, pariétal ; *Pfr*, préfrontal ; *pr.a.-v.Sq*, processus antéro-ventral du squamosal ; *pr.d.Sq*, processus dorsal du squamosal ; *pr.it.Sq*, processus intermédiaire du squamosal ; *Proot*, prootique ; *Pt*, ptérygoïde ; *Ptorb*, postorbitaire ; *Tab*, tabulaire ; *Tr*, transverse ; *Sang*, susangulaire ; *scl*, anneau scléral ; *Soc*, supraoccipital ; *Sq*, squamosal.

Les nasaux (*Na*, fig. 1, 2, 5 et 6), sont légèrement plus larges à l'avant qu'au niveau de la constriction postcanine ; par contre, ils s'élargissent fortement en avant des orbites ; et leur largeur se réduit à nouveau vers l'arrière jusqu'à la suture naso-frontale dont la longueur est à peu près égale à la largeur des nasaux au niveau de la constriction postcanine.

Broom (1910 : 209) a décrit les lacrymaux et préfontaux comme grands.

Le lacrymal (*La*, fig. 1, 2, 5 et 6), plus court en avant des orbites que le préfrontal, est cependant bien étalé sur la face et offre un large contact avec le maxillaire. Il participe à peine à la face externe de la barre sous-orbitaire. Un seul foramen lacrymal (*f.la*, fig. 1 et 2) est présent.

Le préfrontal (*Pfr*, fig. 1, 2, 5 et 6) est très étendu vers l'avant et présente un contact large avec le maxillaire, mais il est fortement réduit en longueur et en largeur vers l'arrière et il ne participe que très faiblement à la partie antérieure du bord supérieur de l'orbite.

Les frontaux (*Fr*, fig. 1, 2, 5 et 6), longs et larges, s'étendent un peu antérieurement par rapport au bord antérieur des orbites ; en raison de la réduction de la partie postérieure des préfrontaux, ils forment l'essentiel du rebord susorbitaire, lui-même relevé. Vers l'arrière, ils n'atteignent pas, sur la ligne médiane, le niveau de la limite postérieure des arcades post-orbitaires, mais ce niveau est atteint par les deux pointes latérales des frontaux entre pariétaux et postorbitaires. Les frontaux sont remarquables par leur faible relief.

On n'observe ni postfrontal ni prépariétal.

Le postorbitaire (*Ptorb*, fig. 1, 2, 5 et 6), triradié, a la forme classique chez les Thérocéphales. Son processus postorbitaire est très long. Selon Owen (1876 : 25), il formait avec le jugal une arcade postorbitaire complète. Par contre, Broom (1910 : 209), puis tous les auteurs suivants s'accordent pour considérer cette arcade comme incomplète. Chez *Scalopolacerta* gen. nov. [esp. type : *Scaloposaurus hoffmani* (Crompton, 1955)] discuté plus loin], Crompton (1955 : 172) indique que les postorbitaires ne s'étendent pas aussi loin latéralement que chez le spécimen-type de *Scaloposaurus constrictus*.

La région intertemporale est brève et large. Les pariétaux (*Pa*) ne forment qu'un surplomb extrêmement faible au-dessus des épiptérygoïdes (*Ept*). La largeur du toit de la boîte crânienne est bien indiquée chez les Thérocéphales car les bords latéraux de la région intertemporale correspondent (ou presque) à la jonction épiptérygoïde-pariétal, même s'il y a encore un *cavum epiptericum*.

Les pariétaux (*Pa*, fig. 1, 2, 5 et 6) non fusionnés — la suture interpariétale est visible sur toute la longueur des os — s'étendent vers l'avant au-delà de la limite antérieure des fosses temporales. Ils sont néanmoins relativement courts. Ils sont assez larges mais cependant nettement plus étroits que les frontaux, contrairement à l'opinion émise par Broom (1910 : 209), qui considère que les pariétaux sont « presque aussi larges que les frontaux ». A l'encontre de l'opinion de Watson, 1931, opinion admise par les auteurs suivants, il existe un foramen pinéal (*f.pi*, voir plus loin), comme il a déjà été indiqué plus haut. Dans la moitié postérieure du pariétal, il y a une amorce de petite crête sagittale (*cr.sag*, fig. 1). Les crêtes parasagittales (*cr.par.sag*) sont mousses.

2. **Occiput** (fig. 3 et 4)

La région occipitale est très abîmée. L'occiput est large et bas (« l'occiput était peu élevé », selon Lehman, 1961 : 253), la crête lambdoïde, abîmée en grande partie, paraît avoir été peu marquée.

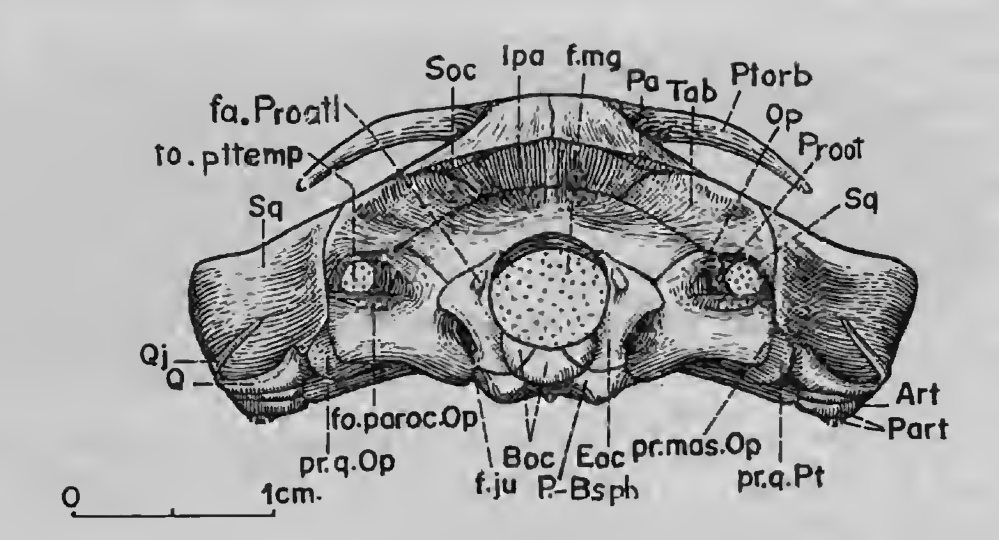


Fig. 3. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) no. R. 1723. Reconstitution de la face occipitale.

Art, articulaire ; *Boc*, basioccipital ; *Eoc*, exoccipital ; *f.ju*, foramen jugulaire ; *f.mg*, foramen magnum ; *fa.Proatl*, facette pour l'articulation avec le proatlas ; *fo.paroc.Op*, fosse paroccipitale de l'opisthotique ; *fo.pttemp*, fosse posttemporale ; *Ipa*, interpariétal ; *Op*, opisthotique ; *P.-Bsph*, complexe para-basisphénoïde ; *Pa*, pariétal ; *Part*, préarticulaire ; *pr.mas.Op*, processus mastoïde de l'opisthotique ; *pr.q.Op*, processus carré de l'opisthotique ; *pr.q.Pt*, processus carré du ptérygoïde ; *Proot*, prootique ; *Ptorb*, postorbitaire ; *Q*, carré ; *Qj*, quadratojugal ; *Soc*, supraoccipital ; *Sq*, squamosal ; *Tab*, tabulaire.

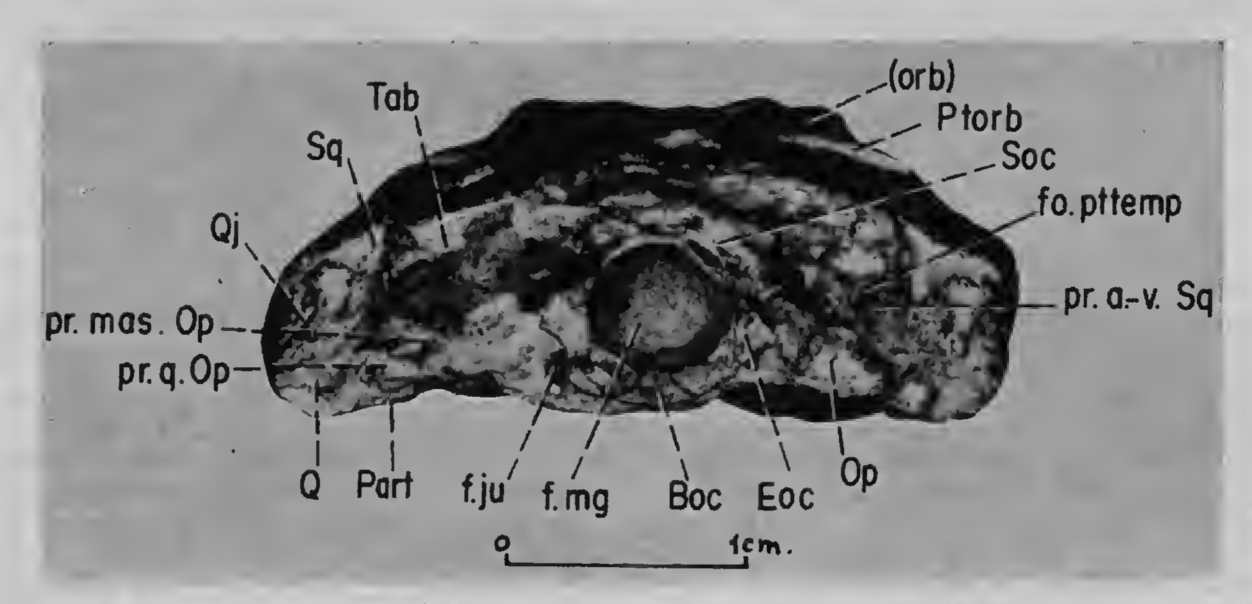


Fig. 4. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) no. R. 1723. Photographie de la face occipitale.

Boc, basioccipital ; *Eoc*, exoccipital ; *f.ju*, foramen jugulaire ; *f.mg*, foramen magnum ; *fo.pttemp*, fosse posttemporale ; *Op*, opisthotique ; *(orb)*, orbite ; *Part*, préarticulaire ; *pr.a.-v.Sq*, processus antéro-ventral du squamosal ; *pr.mas.Op*, processus mastoïde de l'opisthotique ; *pr.q.Op*, processus carré de l'opisthotique ; *Q*, carré ; *Qj*, quadratojugal ; *Soc*, supraoccipital ; *Sq*, squamosal ; *Tab*, tabulaire.

La région postérieure du pariétal est endommagée superficiellement. Il semble que, même complet, le pariétal ne participait pas à la face occipitale, sauf par une faible pointe entre interpariétal et tabulaire.

L'interpariétal (*Ipa*, fig. 1 et 3) est large et peu élevé. Watson (1931 : 1180) considérait que cet os avançait antérieurement sur la face dorsale, ce qui n'est pas vraiment le cas ; en effet, l'occiput est bien distinct de la face dorsale mais la faible pente de sa région supérieure et l'absence de surplomb des crêtes lambdoïdes font que cette région supérieure est visible dorsalement. Le léger écrasement de la région postérieure du crâne est surtout responsable de cette impression.

Le tabulaire (*Tab*, fig. 1 et 3) apparaît beaucoup plus large que haut. Une pointe latérale, conservée du côté gauche, forme une partie du bord externe de la fosse posttemporale (*fo.pttemp*, fig. 3).

Crompton (1955 : 158), décrivant *Ictidosuchops*, indique que « le squamosal se prolonge vers le bas, servant de support au carré », et signale que « Watson (1931) a montré qu'un arrangement identique existait chez *Scaloposaurus* ».

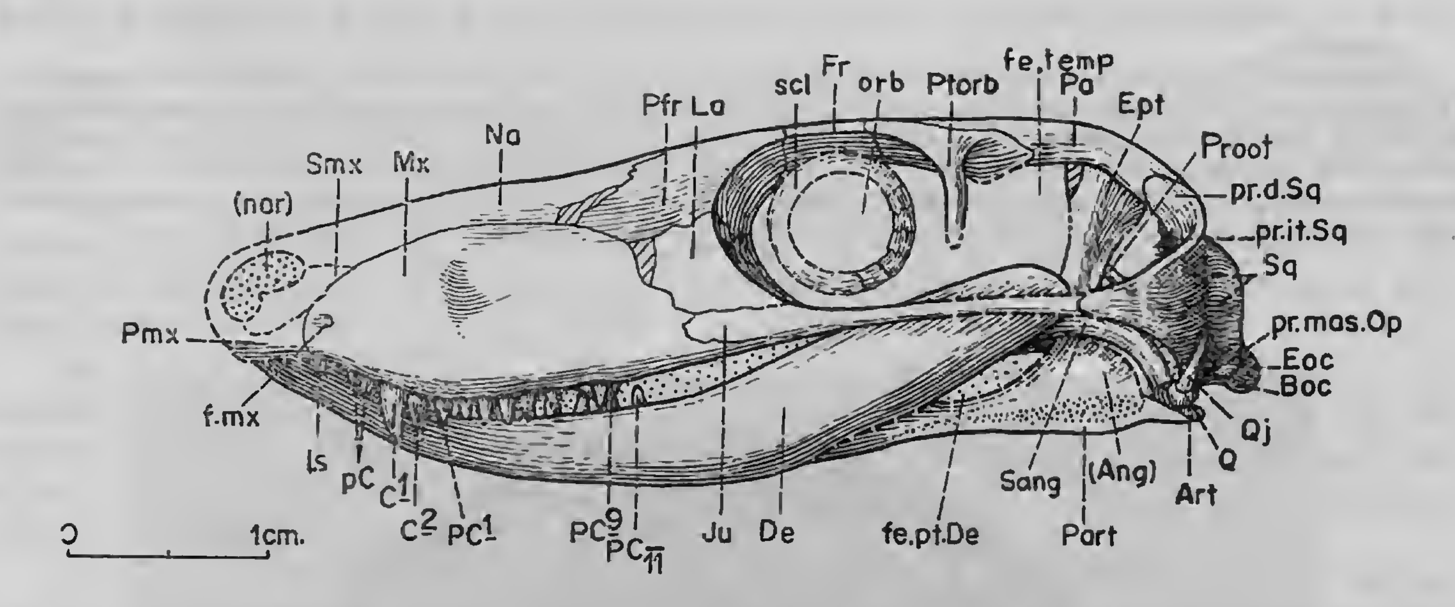


Fig. 5. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) Ro, R. 1723. Reconstitution de la face latérale gauche. L'épiptérygoïde a été reconstitué selon le côté droit.

(*Ang*), impression de l'angulaire ; *Art*, articulaire ; *Boc*, basioccipital ; C^1, première canine supérieure ; C^2, deuxième canine supérieure ; *De*, dentaire ; *Eoc*, exoccipital ; *Ept*, épiptérygoïde ; *f.mx*, foramen maxillaire ; *fe.pt.De*, fenêtre postdentaire ; *fe.temp*, fenêtre temporale ; *Fr*, frontal ; *I.s*, incisive supérieure ; *Ju*, jugal ; *La*, lacrymal ; *Mx*, maxillaire ; *Na*, nasal ; (*nar*), narine ; *orb*, orbite ; *Pa*, pariétal ; *Part*, préarticulaire ; *pC*, précanine ; PC^1, première postcanine supérieure ; PC^9, neuvième postcanine supérieure ; PC_{11}, onzième postcanine inférieure ; *Pfr*, préfrontal ; *Pmx*, prémaxillaire ; *pr.d.Sq*, processus dorsal du squamosal ; *pr.it.Sq*, processus intermédiaire du squamosal ; *pr.mas.Op*, processus mastoïde de l'opisthotique ; *Proot*, prootique ; *Ptorb*, postorbitaire ; *Q*, carré ; *Qj*, quadratojugal ; *Sang*, susangulaire ; *scl*, anneau scléral ; *Smx*, septomaxillaire ; *Sq*, squamosal.

3. **Joue** (fig. 5 et 6)

Le jugal (*Ju*, fig. 1, 2, 5, 6 et 7) est très mince et long. Il s'étend vers l'avant au-delà du bord antérieur de l'orbite. En son état actuel de conservation (il manque, à gauche,

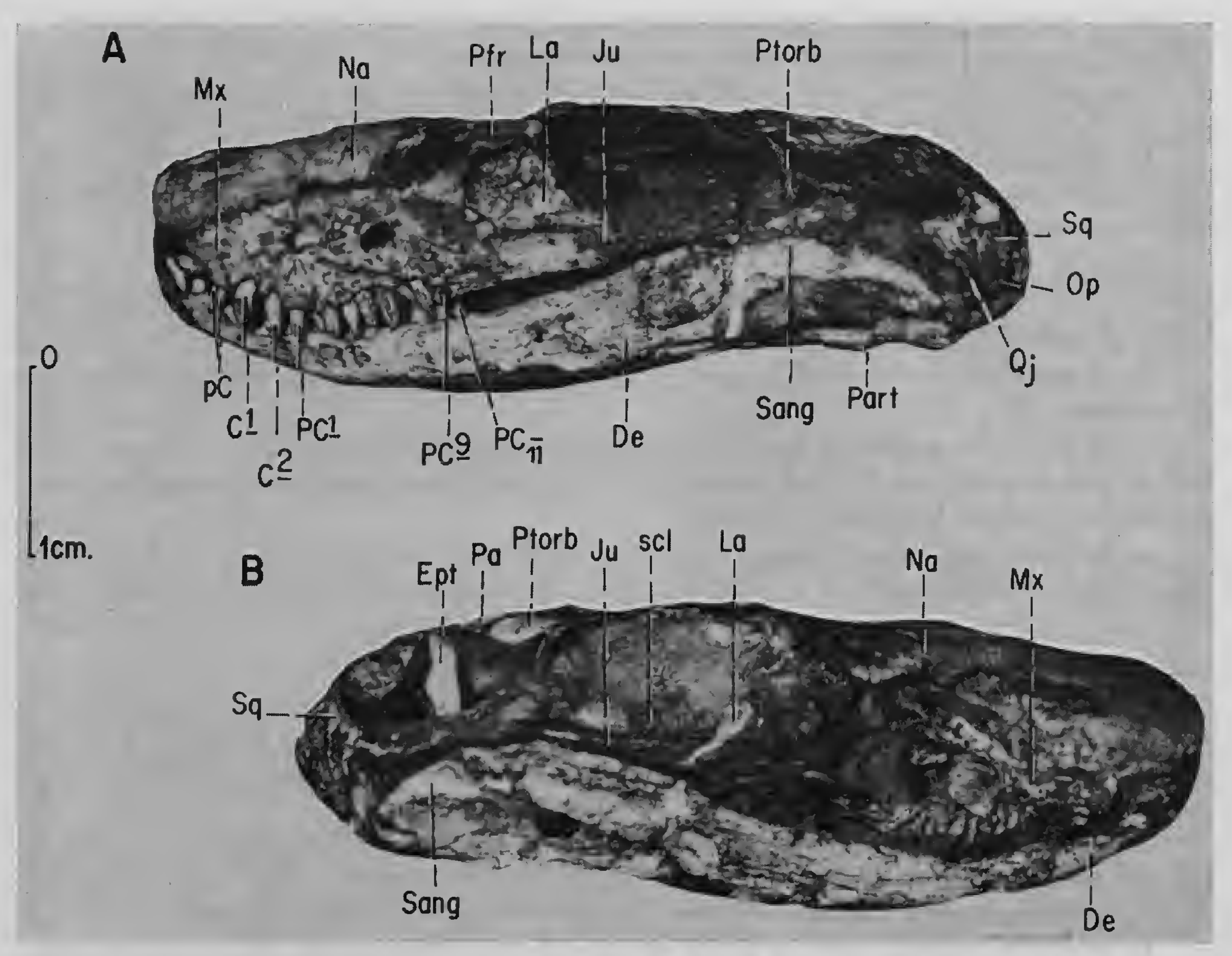


Fig. 6. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) no. R. 1723. Photographies des vues latérales. A, vue latérale gauche ; B, vue latérale droite.

Ept, épiptérygoïde ; *Ju*, jugal ; *La*, lacrymal ; *Mx*, maxillaire ; *Na*, nasal ; *Op*, opisthotique ; *Pa*, pariétal ; *Part*, préarticulaire ; *pC*, précanine ; PC^1, première postcanine supérieure ; PC^9, neuvième postcanine supérieure ; PC_{11}, onzième postcanine inférieure ; *Pfr*, préfrontal ; *Ptorb*, postorbitaire ; *Qj*, quadratojugal ; *Sang*, susangulaire ; *scl*, anneau scléral ; *Sq*, squamosal.

du milieu de la barre sousorbitaire au milieu de l'arcade zygomatique et, à droite, à l'arrière de l'orbite et sur les deux tiers antérieurs de l'arcade zygomatique), il n'est guère possible de vérifier si le jugal participait à une arcade zygomatique complète comme Owen (1876 : 25) l'indiquait : « les minces (processus) transverses des postfrontaux se combinant avec les malaires (*i.e.* jugaux) séparent ces fenêtres » (*i.e.* orbite et fenêtre temporale), ou si cette arcade était incomplète ; le jugal était dénué de processus dorsal comme la plupart des auteurs suivants l'ont noté ; Watson, en 1931, n'en fait pas mention et représente le spécimen tel quel avec la région postérieure du jugal abîmée, fragmentaire. Broom (1910 : 209) indique que « le jugal est long et mince et apparemment ne rencontre pas l'arcade postorbitaire », et il reconstitue le bord dorsal de la région postérieure du jugal uniforme (1910 : 210, fig. 8).

Dans l'orbite, le jugal, élargi à l'avant, forme la partie postérieure du plancher orbitaire et, aminci vers l'arrière, la faible barre sous-orbitaire.

Plus postérieurement, il est érodé des deux côtés, mais devait rester mince comme la portion de squamosal participant à l'arcade zygomatique, portion qui, elle, subsiste.

Le squamosal (*Sq*, fig. 1, 2, 5 et 6) est, comme l'avait indiqué Broom (1910 : 209), « du type thérocéphale courant, mais plus mince et il ne semble pas y avoir de gouttière auditive spécialisée ».

Dans la fenêtre temporale le squamosal émet en direction médiale trois processus, nommés ci-dessous selon la nomenclature utilisée par Mendrez, en 1972, dans la description de *Regisaurus* :

— le processus dorsal (*pr.d.Sq*) [décrit par Crompton (1955 : 151 et 154) sous le nom de processus 1].

— le processus intermédiaire (*pr.it.Sq*) [décrit par Crompton (1955 : 151 et 156) sous le nom de processus 2 et par Brink (1963 : 50, chez *Bauria*) sous le nom de processus prootique supérieur à la fosse temporale].

— le processus antéro-ventral (*pr.a-v.Sq*) [décrit par Crompton (1955 : 151 et 156) sous le nom de processus 3 et par Brink (1963 : 50) sous le nom de processus prootique inférieur à la fosse post-temporale]. Le terme processus prootique peut donc avoir parfois chez ce dernier auteur un sens plus général que chez Mendrez.

Comme je l'avais déjà indiqué dans la description de l'occiput, Crompton (1955 : 158) dans l'étude de *Ictidosuchops* note que « le squamosal s'étend vers le bas, servant de support au carré ; Watson (1931) a démontré qu'un arrangement identique existait chez *Scaloposaurus* ».

Le processus dorsal (*pr.d.Sq*, fig. 1, 2, 5 et 9) recouvre partiellement la lame postéro-latérale du pariétal, mais, relativement bref, il est loin d'atteindre l'angle postéro-interne de la fenêtre temporale, tandis que, chez *Ericiolacerta*, il en est très rapproché.

Le processus intermédiaire (*pr.it.Sq*, fig. 1, 2, 5, 9 et 10) est à peu près de même longueur. En son état actuel de conservation, il semble avoir été très étroit. Il a un contact non sutural avec le prootique qui a pu se déplacer.

Le processus antéro-ventral (*pr.a.-v.Sq*, fig. 1, 2, 9 et 10) large, légèrement courbe, est peut-être subdivisé en processus prootique (*pr.proot.Sq*, fig. 7-A, 9 et 10) et processus épiptérygoïde. Un doute subsiste car cette région est incomplète, et il n'est pas impossible que le processus antéro-ventral s'amenuise simplement en un processus unique, le processus prootique, qui, uni au processus central du prootique (*pr.c.Proot.*, fig. 1, 7-A, 9, 10, 11 et 12), forme la paroi antérieure du foramen ptérygo-paroccipital (*f.pt-paroc*, fig. 1, 2, 7-A, 9 et 12). Cette subdivision du processus antéro-ventral du squamosal ne paraît pas exister chez des formes relativement proches de *Scaloposaurus* telles que *Ictidosuchops* (*cf.* Crompton, 1955 : 157, fig. 4-A et : 166, fig. 6-B) ou *Regisaurus* (*cf.* Mendrez, 1972*a* : 199, fig. 7 et : 205, fig. 10). Par contre, ce caractère a pu être observé chez de nombreux genres de Thérocéphales appartenant à des familles variées :

Scylacosaurus (B.M.(N.H.) no. R. 4055, côté gauche), *obs. pers.*
Ptomalestes (S.A.M. no. 11942, côté droit), *obs. pers.*
Scymnosaurus (B.M.(N.H.) no. R. 4100, côté droit), *obs. pers.*
Tigrisuchus (B.P.I. no. F. 3983/M. 382, côté gauche) *obs. pers.*

Promoschorhynchus (R.C. no. 116, côté gauche), *cf.* MENDREZ (1974 : 73, fig. 5 et 6).
Olivieria (B.P.I. no. F. 3849/M. 379, côté droit), *cf.* FINDLAY (1968, fig. 4).
Theriognathus (I.G.P. Tü. no. K. 45, côté droit), *obs. pers.*
Bauria (A.M.N.H. no. 5622, côté gauche, *obs. pers.*) ; ce caractère est également visible sur la représentation de ce spécimen par BOONSTRA (1938 : 166, fig. 1) et sur un autre spécimen (B.P.I. no. F. 3770/M. 358, des deux côtés), selon le dessin de BRINK (1963 : 44, fig. 6, vue dorsale). Cependant cette caractéristique n'est pas mentionnée dans les descriptions du squamosal données par ces auteurs (cf. respectivement BOONSTRA : 165, et BRINK : 50).

Le processus jugal, large à l'arrière, s'amincit très rapidement vers l'avant, indiquant une arcade zygomatique faible.

Le quadratojugal (*Qj*, fig. 3, 4, 5 et 6-A) est en partie conservé du côté gauche, il n'est représenté que par son processus dorsal.

4. **Orbite, anneau scléral** (*scl*, fig. 1, 2, 5 et 6-B)

Quelques éléments de l'anneau scléral subsistent, bien ossifiés, déplacés, sur le plancher de l'orbite droite. Cinq plaques, subcarrées, plus ou moins complètes, sont encore en connexion. Une plaque, isolée, est située plus près du bord de l'orbite. Une tentative de reconstitution montre que l'anneau scléral devait comporter probablement 18 plaques. L'anneau scléral est maintenant connu dans diverses familles de Thérocéphales : il fut décrit pour la première fois chez un Ictidosuchidé, *Ictidosuchops intermedius* par BROOM (1941 : 195-196, fig. 3-C), il n'est pas impossible que dans ce cas les plaques aient été disposées en quadrant, car l'une d'entre elles (correspondant au sommet de l'anneau selon BROOM, 1941 : 195) semble avoir été une plaque positive. La composition de l'anneau scléral chez ce même genre diffère grandement dans l'interprétation de CROMPTON (1955 : 157 et fig. 2), mais dans ce dernier cas l'anneau est fortement endommagé. D'après la représentation de BROOM, l'anneau devait comporter un grand nombre de plaques subcarrées ; d'après celle de CROMPTON, un faible nombre de plaques rectangulaires, très allongées ; les plaques étant en bon état chez le spécimen étudié par BROOM, nous retiendrons l'interprétation donnée par ce dernier auteur.

Le type d'*Olivieria*, également, a conservé quelques plaques de l'anneau scléral (FINDLAY, 1968, fig. 57). Plus récemment CLUVER (1959 : 184, fig. 1 et 2) a représenté un anneau complet composé de 18 éléments chez un « Scaloposauridé » *Zorillodontops*. Il signale la présence de plaques sclérales chez *Scaloporhinus angulorugatus*. MENDREZ-CARROLL dans sa révision de ce genre a reconstitué l'anneau scléral comme probablement constitué de 16 plaques environ — il est probable que l'anneau de *Tetracynodon tenuis* était composé lui aussi de 16 plaques (*obs. pers*).

Chez un Whaitsiidae, *Theriognathus*, l'anneau devait aussi être composé de 16 pièces (dont douze sont bien conservées et permettent de voir une disposition en quadrant à plaques positives, dorsale et ventrale, et plaques négatives, antérieure et postérieure, *obs. pers.*). Chez le Bauriidae *Microgomphodon*, l'anneau devait être composé, lorsque complet, d'environ vingt plaques.

On peut donc conclure que l'existence d'un anneau scléral chez les Thérocéphales n'est pas une exception, mais la règle, et que même les derniers survivants de ce groupe,

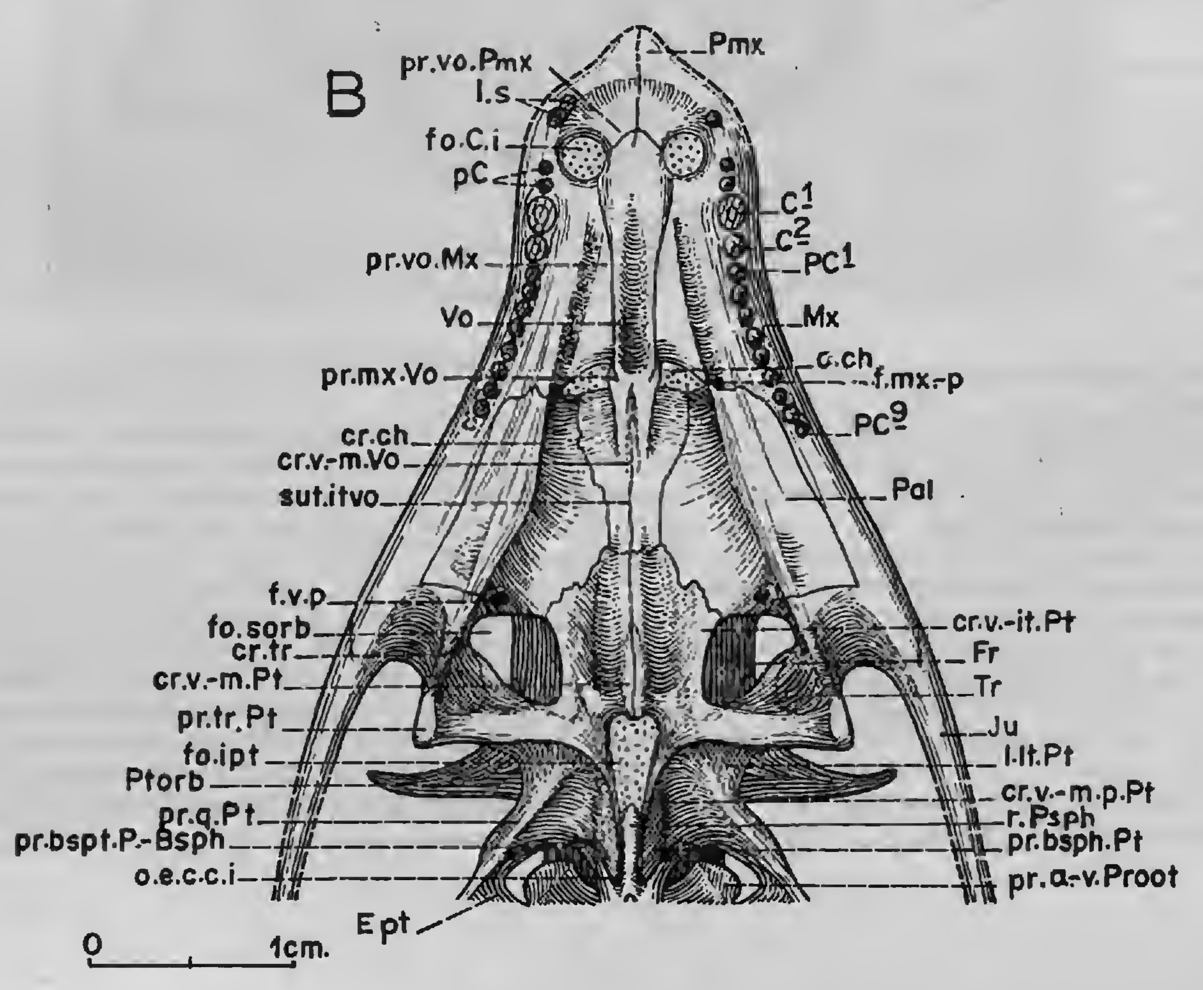
Fig. 7. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) no. R. 1723. Reconstitution de la face ventrale. A, vue ventrale complète avec mandibule en place ; B, vue ventrale du palais, la mandibule supposée enlevée.

Ang, angulaire ; *Boc*, basioccipital ; C^1, première canine supérieure ; C^2, deuxième canine supérieure ; *cr.ch*, *crista choanalis* ; *cr.tr*, crête transverse ; *cr.v.-it.Pt*, crête ventro-intermédiaire ; *cr.v.-m.p.Pt*, crête ventro-médiane postérieure du ptérygoïde ; *cr.v.-m.Pt*, crête ventro-médiane du ptérygoïde ; *cr.v.-m.Vo*, crête ventro-médiane du vomer ; *cr.v.-Pal*, crête ventrale du palatin ; *De*, dentaire ; *Eoc*, exoccipital ; *Ept*, épiptérygoïde ; *f.ju*, foramen jugulaire ; *f.mx.-p*, foramen maxillo-palatin ; *f.pt.-paroc*, foramen ptérygo-paroccipital ; *f.v.c.sorb*, foramen pour les vaisseaux du canal sous-orbitaire ; *f.v.p*, foramen postérieur du canal de la veine palatine *major* ; *fe.ov*, *fenestra ovalis* ; *fe.pt.De*, fenêtre postdentaire ; *fo.C.i*, fosse pour la canine inférieure ; *fo.ipt*, fosse interptérygoïdienne ; *fo.sorb*, fosse sous-orbitaire ; *Fr*, frontal ; *I.s*, incisive supérieure ; I_3, troisième incisive inférieure ; *Ju*, jugal ; *l.lt.Pt*, lame latérale du ptérygoïde ; *Mx*, maxillaire ; *o.ch*, orifice choanal ; *o.e.c.c.i*, orifice externe du canal de la carotide interne ; *Op*, opisthotique ; *orb*, orbite ; *p.-Bsph*, complexe parabasisphénoïde ; *Pal*, palatin ; *Part*, préarticulaire ; *pC*, précanine ; PC^1, première postcanine supérieure ; PC^9, neuvième postcanine supérieure ; *Pmx*, prémaxillaire ; *pr.a.-v.Proot*, processus antéro-ventral du prootique ; *pr.a.-d.Proot*, processus antéro-dorsal du prootique ; *pr.bsph.Pt*, processus basisphénoïde du ptérygoïde ; *pr.bspt,P.-Bsph*, processus basiptérygoïde du complexe para-basisphénoïde ; *pr.c.Proot*, processus central du prootique ; *pr.mas.Op*, processus mastoïde de l'opisthotique ; *pr.mx.Vo*, processus maxillaire du vomer ; *pr.proot,Sq*, processus prootique du squamosal ; *pr.q.Op*, processus carré de l'opisthotique ; *pr.q.Pt*, processus carré du ptérygoïde ; *pr.tr.Pt*, processus transverse du ptérygoïde ; *pr.vo.Pmx*, processus vomérin du prémaxillaire ; *pr.vo.Mx*, processus vomérin du maxillaire ; *Proot*, prootique ; *Ptorb*, postorbitaire ; *Q*, carré ; *q.P.-Bspg*, quille du complexe para-basisphénoïde ; *r.Psph*, rostre du parasphénoïde ; *Sang*, susangulaire ; *Spl*, splénial ; *Sq*, squamosal ; *sut.itvo*, suture intervomérine ; *Tr*, transverse ; *tub.sph.-oc*, tuberculum sphéno-occipital ; *Vo*, vomer ; *VII*, foramen pour le nerf facial ; « x », foramen à signification incertaine selon Watson (1931 : 1183), mais nommé *fenestra rotunda* par ce même auteur, dans la même publication (Watson, 1931, fig. 19).

A

Pmx
I.s
$I_{\overline{3}}$
pC
C^1
C^2
PC^1
De
Spl
Vo
Mx
o.ch
pr.mx.Vo
PC^9
cr.v.-m.Vo
cr.ch
sut.itvo
Pal
f.v.p
cr.v.Pal
Tr
fo.sorb
Fr
cr.v-it.Pt
cr.tr
cr.v.-m.Pt
Ju
pr.tr.Pt
I.It.Pt
fo.ipt
Ptorb
fe.pt.De
cr.v.-m.p.Pt
r.Psph
Ang
pr.q.Pt
pr.bspt.P.-Bsph
pr.bsph.Pt
pr.a.-v.Proot
Ept
pr.a.-d.Proot
P.-Bsph
pr.proot.Sq
Ang
Sang
Proot
Qj
Q
Part
f.pt.-paroc
pr.q.Op
Sq
Op
fe.ov
"x"
o.e.c.c.i
Boc
Eoc
f.ju
VII
pr.mas.Op
tub.sph.-oc
q.P.-Bsph
pr.c.Proot

0 1cm.



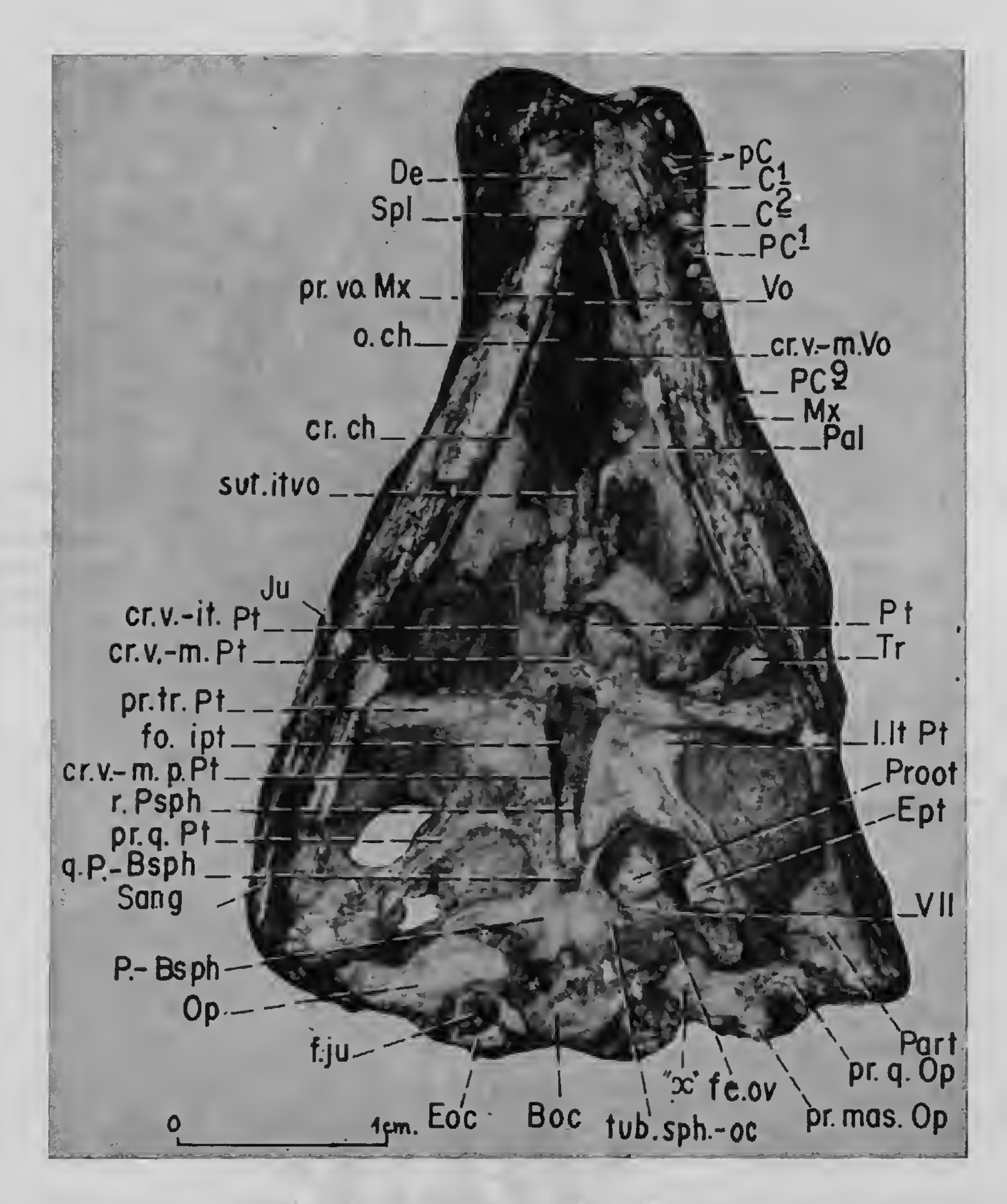


Fig. 8. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) no. R. 1723. Photographie de la face ventrale.

Boc, basioccipital ; C^1, première canine supérieure ; C^2, deuxième canine supérieure ; *cr.ch*, *crista choanalis* ; *cr.v.-it.Pt*, crête ventro-intermédiaire du ptérygoïde ; *cr.v.-m.Pt*, crête ventro-médiane du ptérygoïde ; *cr.v.-m.Vo.* crête ventro-médiane du vomer ; *De*, dentaire ; *Eoc*, exoccipital ; *Ept*, épiptérygoïde ; *f.ju*, foramen jugulaire ; *fe.ov*, fenêtre ovale ; *fo.ipt*, fosse interptérygoïdienne ; *Ju* jugal ; *l.lt.Pt*, lame latérale du ptérygoïde ; *Mx*, maxillaire ; *o.ch.* orifice choanal ; *Op*, opisthotique ; *P.-Bsph*, complexe parabasisphénoïde ; *Pal*, palatin ; *Part*, préarticulaire ; *pC*, précanine ; PC^1, première postcanine supérieure ; PC^9, neuvième postcanine supérieure ; *pr.mas.Op*, processus mastoïde de l'opisthotique ; *pr.q.Op*, processus carré de l'opisthotique ; *pr.q.Pt*, processus carré du ptérygoïde ; *pr.tr.Pt*, processus transverse du ptérygoïde ; *pr.vo.Mx*, processus vomérin du maxillaire ; *Proot*, prootique ; *Pt*, ptérygoïde ; *Ptorb*, postorbitaire ; *q.P.-Bsph*, quille du complexe para-basisphénoïde ; *r.Psph*, rostre du parasphénoïde ; *Sang*, susangulaire ; *Spl*, splénial ; *sut.itvo*, suture intervomérine ; *Tr*, transverse ; *tub.sph.-oc*, *tuberculum spheno-occipitale* ; *Vo*, vomer ; *VII*, foramen pour le nerf facial ; « *x* », foramen à signification incertaine selon Watson (1931 : 1183), mais nommé *fenestra rotunda* par ce même auteur, dans la même publication (Watson, 1931, fig. 19).

dans la zone à *Cynognathus*, présentent un anneau ne différant pas essentiellement de celui de leurs prédécesseurs. L'anneau des Thérocéphales apparaît constitué de plaques subcarrées dont le nombre varie de 16 à 20. La disposition en quadrant existe de façon certaine chez les Whaitsiidae et est probable chez les Ictidosuchidae.

5. **Palais** (fig. 7-A et B, 8, 12 et 17-A, B et C)

Le palais a récemment été décrit et représenté par Mendrez (1973-1975 : 399-401, fig. 12-a-b-c, pl. IX-fig. A-B, voir ci-dessous).

La structure très particulière du palais secondaire n'est connue que chez le type du genre (B.M.(N.H.) no. R. 1723).

La plupart des spécimens qui se rapprochent de *Scaloposaurus* par leur aspect extérieur sont soit trop écrasés pour que le palais puisse être préparé, soit en possession d'un palais de type différent.

Selon Mendrez (1973-1975 : 399-400) :

« l'extrémité antérieure du museau de *Scaloposaurus* étant érodée, cela a permis à M. R. Croucher d'en préparer le palais par l'avant aussi bien que par l'arrière, sous la mandibule.

« Le palais secondaire de *Scaloposaurus* est très particulier en raison du pincement, de chaque côté, du processus vomérin des maxillaires (*pr.vo.Mx*) entre deux petites lames émises par le processus maxillaire du vomer (*pr.mx.Vo*), tout au moins dans sa région postcanine. Ce palais secondaire, dont l'aspect général rappelle celui de *Lycideops*, s'étend depuis le niveau des précanines jusqu'au niveau des cinquièmes postcanines.

« D'après ce qui en subsiste, on peut considérer que les prémaxillaires (*Pmx*) formaient une plaque palatale importante, prolongée médialement par des processus vomérins assez brefs, entre lesquels les vomers s'enfoncent en coin mais sur une plus faible longueur que chez *Ictidosuchoides*, toutes proportions étant gardées.

« Le processus vomérin du maxillaire est une fine lame qui s'insère, pour les deux tiers postérieurs, entre deux fines lames du vomer. A l'avant, entre les canines et les précanines, il semble seulement reposer sur la face ventrale du vomer, la lame la plus ventrale du vomer s'estompant alors. Un léger doute subsiste en ce qui concerne cette partie antérieure : les bords des maxillaires symétriques s'écartent-ils vers l'avant comme il a été figuré (fig. 12-A) ou restent-ils parallèles, comme le bombement du vomer peut le faire supposer ? Dans ce dernier cas ils entreraient presque en contact avec le processus vomérin des prémaxillaires, ce qui n'est pas sans évoquer *Regisaurus*.

« Le foramen maxillo-palatin (*f.mx.*p) est prolongé à l'avant par une longue, large et assez profonde gouttière, jusqu'au niveau de la canine antérieure. On note sur ce maxillaire la présence d'au moins deux précanines, deux canines (la deuxième gauche, la seule bien conservée, a quatre facettes sur sa face externe) et neuf postcanines ; ces dernières portent de petites cuspides.

« Le palatin (*Pal*) est large mais ne s'étend pas plus loin vers l'arrière que le bord antérieur de la fosse sous-orbitaire (*fo.sorb*). La *crista choanalis* qui prolonge vers l'arrière le processus vomérin des maxillaires est aiguë et en surplomb à l'avant, puis s'adoucit vers l'arrière.

« Le transverse (*Tr*) recouvre incomplètement la partie antérieure de la région latérale du processus transverse du ptérygoïde (*pr.tr.Pt*) que l'on aperçoit sur tout le bord postérieur de la fosse sous-orbitaire très oblique. La crête transverse (*cr.tr*) est aiguë, elle s'affine encore vers l'avant et borde directement le côté latéral de la fosse sous-orbitaire. » La lame palatale du transverse est grande et s'étale largement sur la face ventrale du processus transverse du ptérygoïde (contrairement à ce qui se passe chez *Lycideops* où cette lame est étroite).

« Les vomers (*Vo*) ont une plaque antérieure plus complexe que chez les spécimens décrits jusqu'à présent » (*Pristerognathus*, *Simorhinella*, *Crapartinella*, *Theriognathus*, *Tigrisuchus* (*Mos-*

chorhinus), *Promoschorhynchus*, *Euchambersia*, *Ictidosuchoides* et *Lycideops*). « Sur les deux tiers postérieurs, le processus maxillaire des vomers est dédoublé dans un plan horizontal. La lèvre dorsale est plus épaisse que la lèvre ventrale et reste dans un plan horizontal, tandis que cette dernière se redresse et recouvre ventralement le processus vomérin des maxillaires. Entre les deux lèvres ventrales, le vomer apparaît concave en vue ventrale. Entre les canines, le vomer paraît légèrement élargi. Il est peut-être également plus exposé. Il est à nouveau plus étroit et bombé entre les fosses pour les canines inférieures et se termine en pointe vers l'avant où, sur une très faible longueur, on peut observer un reste du suture intervomérine tout comme à la partie postérieure de la plaque postérieure ; ici cependant, ce restant de suture est plus long. La région, en pente douce, reliant la plaque antérieure à la plaque postérieure, est large et marquée en son milieu d'une fine crête qui se prolonge sur la plaque postérieure.

« Les ptérygoïdes (*Pt*) sont remarquables par le développement de la lame latérale (*l.lt.Pt*), la grande hauteur et l'acuité de la crête du processus carré (*pr.q.Pt*). La lame latérale est en effet large antérieurement, plus étroite vers l'arrière et se prolonge le long du processus carré jusqu'à la partie antérieure de l'épiptérygoïde (*Ept*). La crête ventro-intermédiaire (*cr.v.-it.Pt*) est située au bord de la fosse sous-orbitaire (*fo.sorb*) et fait paraître ce bord encore plus ventral par rapport à la région dorsale de la crête transverse (*cr.tr.*) Les ptérygoïdes restent écartés de part et d'autre de la fosse interptérygoïdienne (*fo.ipt*). »

Ceci est peut-être dû au jeune âge du spécimen, car on note le même caractère chez un jeune *Tigrisuchus simus* (S.A.M. no. K. 118), tandis que les ptérygoïdes sont jointifs ventralement dans la région postérieure de la fosse interptérygoïdienne, chez un adulte. Il y a une petite tubérosité « dentigère » mais il semble (?) qu'il n'y ait pas eu de dents ptérygoïdiennes.

B. — Endocrâne

La base de l'endocrâne, tout comme la région postérieure du palais, est un peu mieux connue que la région antérieure de celui-ci, car Broom et Watson se sont tous deux attachés à la dégager : *cf.* Broom (1914 : 17), et Watson (1931 : 1180). Au premier, on doit la première reconstitution du palais complet (1914, pl. 4, fig. 42) et au second, on doit les représentations d'après nature de la face ventrale entière (1931 : 1183, fig. 19) et de la région postérieure de celle-ci (1931 : 1184, fig. 20).

En vue ventrale, le complexe *para-basisphénoïde* (*P.-Bsph*, fig. 3, 7-A, 8, 11 et 12) est en forme de X, comme il est classique chez les Thérocéphales. A l'avant, les processus basiptérygoïdes sont partiellement recouverts par les ptérygoïdes. La quille (*q.P.-Bsph*, fig. 7-A et 8) est minuscule. Seule sa base, de section ovalaire, subsiste : elle est remarquable par sa faible longueur. Le rostre du parasphénoïde (*r.Psph*), robuste et caréné ventralement, est visible entre les processus basisphénoïdes des ptérygoïdes qui, peut-être en raison de la jeunesse du sujet, n'entrent pas en contact et laissent la fosse interptérygoïdienne largement ouverte à l'arrière. La région moyenne du complexe est brève. Le complexe para-basisphénoïde s'étale à nouveau largement vers l'arrière, entre les fenêtres ovales (*fe.ov*, fig. 7-A, 8, 11 et 12). Celles-ci ne sont pas situées contre les tubérosités sphéno-occipitales (*tub.sph.-oc*, fig. 7-A, 8 et 12) mais à l'extrémité d'un prolongement latéral à celles-ci, de chaque côté. Ces prolongements sont aussi larges que les tubérosités mais moins ventraux qu'elles. Cette situation rappelle celle figurée chez *Regisaurus* (Mendrez, 1972, fig. 2 et fig. 9, pl. I-fig. 2). Les tubérosités sont relativement volumineuses. Le complexe para-basisphénoïde participe largement au bord de la fenêtre ovale, beaucoup plus que ne le

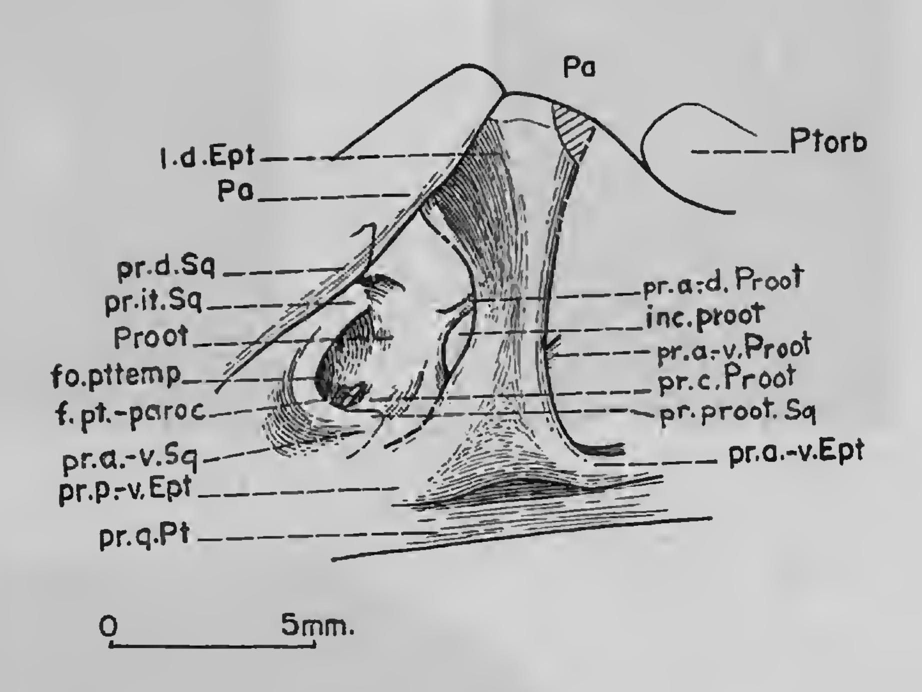


Fig. 9. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) no. R. 1723. Dessin de la face latérale de l'épiptérygoïde droit. Le prootique est reconstitué en partie selon le côté droit et en partie selon le côté gauche.

f.pt.-paroc, foramen ptérygo-paroccipital ; *fo.pttemp*, fosse posttemporale ; *inc.proot*, incisure prootique ; *l.d.Ept*, lame dorsale de l'épiptérygoïde ; *Pa*, pariétal ; *pr.a.-d.Proot*, processus antéro-dorsal du prootique ; *pr.a.-v.Ept*, processus antéro-ventral de l'épiptérygoïde ; *pr.a.-v.Proot*, processus antéro-ventral du prootique ; *pr.a.-v.Sq*, processus antéro-ventral du squamosal ; *pr.c.Proot*, processus central du prootique ; *pr.d.Sq*, processus dorsal du squamosal ; *pr.it.Sq*, processus intermédiaire du squamosal ; *pr.p.-v.Ept*, processus postéro-ventral de l'épiptérygoïde ; *pr.proot.Sq*, processus prootique du squamosal ; *pr.q.Pt*, processus carré du ptérygoïde ; *Proot*, prootique ; *Ptcrb*, postorbitaire.

fait le basioccipital semble-t-il, bien qu'une évaluation soit difficile en raison de l'endommagement de cette région.

L'épiptérygoïde (*Ept*, fig. 1, 5, 6-B, 7-A et B, 8, 9-détail, 10-détail et 12) ne semble pas présenter de contact sutural avec les os l'entourant. Il bute contre le processus antéro-dorsal du prootique (*pr.a.-d.Proot*, fig. 1, 7-B, 9, 10, 11 et 12). Il a l'aspect caractéristique chez les Thérocéphales : en lame aplatie, par opposition à l'aspect qu'il a chez la plupart des Gorgonopsiens : en pilier arrondi (sauf chez *Sauroctonus* d'URSS). Cependant le bord antérieur du *processus ascendans* est épais et mousse, comme si cette partie était l'équivalent du pilier cité ci-dessus. La partie postérieure s'affine, elle, en lame que l'on est tenté d'interpréter comme une extension secondaire. Le bord postérieur est uniforme, sans apophyse ni processus, mais il bute contre le processus central du prootique. Le *processus ascendans* s'évase dorsalement et ventralement, de sorte que bords antérieur et postérieur ne sont pratiquement jamais parallèles ; on ne distingue plus de région moyenne proprement dite. Il contraste avec l'aspect de simple baguette aplatie qu'il garde chez *Tetracynodon*. La lame dorsale (*l.d.Ept*, fig. 9 et 10) s'étale en éventail. La région basale s'élargit à la fois vers l'avant et essentiellement vers l'arrière. Cependant le processus postéro-ventral (*pr.p.-v.Ept*, fig. 9) étant endommagé, il est impossible de connaître ses relations avec le processus carré du ptérygoïde (*pr.q.Pt*, fig. 1, 7, 8, 9, 10 et 12) et le processus ventral du squamosal (*pr.a.-v.Sq*, fig. 1, 2, 9 et 10). L'épiptérygoïde paraît relativement moins

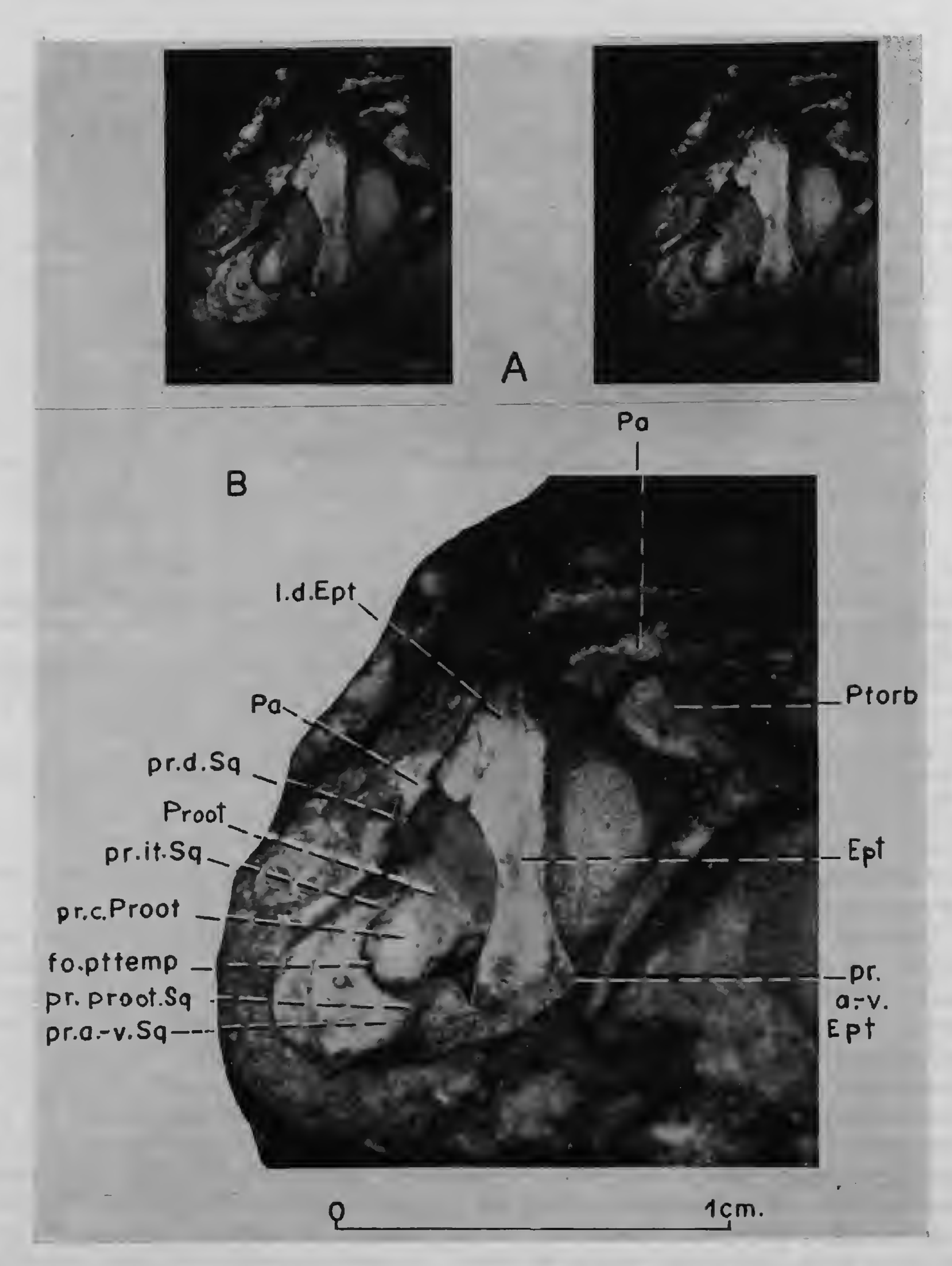


Fig. 10. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) no. R. 1723. Vue latérale de l'épiptérygoïde droit. A, stéréophotographie (pas d'échelle précise) ; B, monophotographie.

Ept, épiptérygoïde ; *fo.pttemp*, fosse posttemporale ; *l.d.Ept*, lame dorsale de l'épiptérygoïde ; *Pa*, pariétal ; *pr.a.-v.Ept*, processus antéro-ventral de l'épiptérygoïde ; *pr.a.-v.Sq*, processus antéro-ventral du squamosal ; *pr.c.Proot*, processus central du prootique ; *Pr.d.Sq*, processus dorsal du squamosal ; *pr.it.Sq*, processus intermédiaire du squamosal ; *pr.proot. Sq*, processus prootique du squamosal ; *Prcot*, prootique ; ***Ptorb***, postorbitaire.

large à mi-hauteur que chez *Ictidosuchops* et *Regisaurus*, dont il diffère également par l'absence de processus postérieur. Il s'étale moins dorsalement que chez *Regisaurus* mais plus que chez *Tetracynodon*. Dans l'ensemble son aspect rappelle plutôt l'épiptérygoïde de *Crapartinella* bien que, chez ce dernier, une région moyenne du *processus ascendans* reste nettement distincte. De plus, la lame dorsale s'élargit uniquement vers l'arrière chez *Crapartinella*. L'absence de processus postérieur(s) ajoute à l'aspect encore primitif de cet épiptérygoïde.

Cavum epiptericum

Le *cavum epiptericum* est particulièrement vaste, et s'étend vers le haut. L'épiptérygoïde est très fortement latéral par rapport au prootique, probablement plus que chez la plupart des Thérocéphales. Ces deux os sont légèrement en contact au-dessus et à l'arrière du *cavum epiptericum*.

Os otiques

Chez *Scaloposaurus* les os otiques, prootique (*Proot*) et opisthotique (*Op*), sont au moins partiellement distincts, comme en témoigne un reste de suture sur le plancher de la fosse posttemporale à mi-distance du bord antérieur et du bord postérieur de cette fosse.

Le prootique (*Proot*, fig. 1, 2, 3, 5, 7-A, 8, 9, 10, 11-détail et 12) est remarquable par sa région dorsale arrondie, la relative petitesse du processus antéro-dorsal (*pr.a.-d.Proot*, fig. 1, 7-A, 9, 11 et 12) et, par contraste, la forte hauteur du processus antéro-ventral (*pr.a.-*

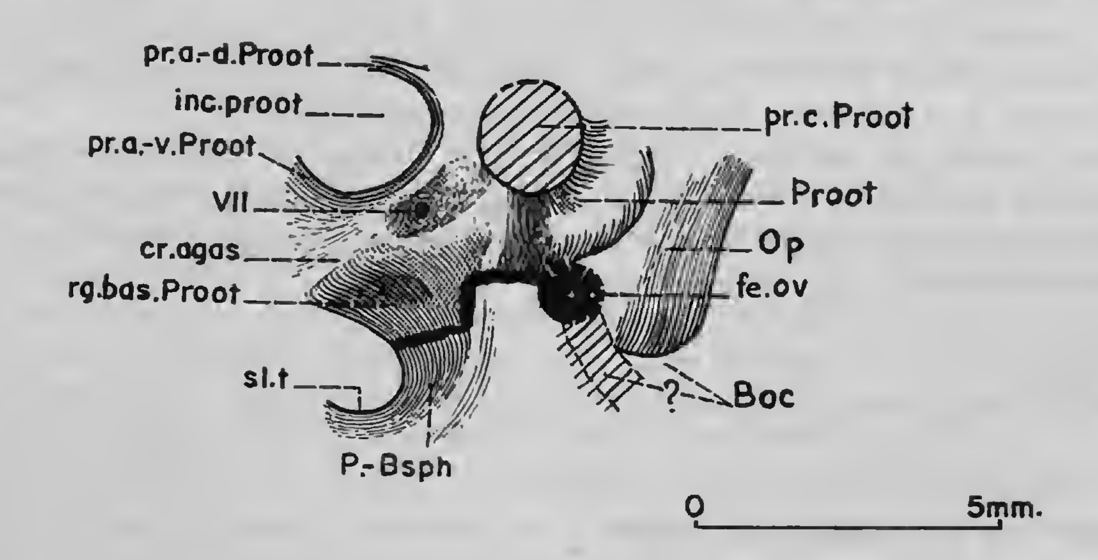


Fig. 11. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) no. R. 1723. Dessin de la face latérale du prootique gauche.

Boc, basioccipital ; *cr.agas*, crête antégassérienne ; *fe.ov*, fenêtre ovale ; *inc. proot*, incisure prootique ; *Op*, opisthotique ; *P.-Bsph*, complexe parabasisphénoïde ; *pr.a.-d.Proot*, processus antéro-dorsal du prootique ; *pr.a.-v.Proot*, processus antéro-ventral du prootique ; *pr.c.Proot*, processus central du prootique ; *Proot*, prootique ; *rg.bas.Proot*, région basale du prootique ; *sl.t*, selle turcique ; *VII*, foramen pour le nerf facial.

v.Proot, fig. 1, 7-A et B, 9, 11 et 12). L'incisure prootique (*inc.proot*, fig. 9 et 11), apparaît comme une immense fosse à bord postérieur arrondi. Le type de *Scaloposaurus* étant le seul spécimen connu, il est difficile de savoir si la grande taille de cette incisure et la petitesse du processus antéro-dorsal résultent du faible degré d'ossification de ce dernier du fait du jeune âge du sujet ou pour une autre raison. La région basale (*rg.bas.Proot*, fig. 11) est peu élevée, la paroi postérieure à la selle turcique (*sl.t*, fig. 11) étant essentiellement formée par le complexe para-basisphénoïde. Le processus central (*pr.c.Proot*, fig. 1, 7-A, 9, 10, 11 et 12) est de très fort diamètre. Le foramen pour le nerf facial (VII, fig. 7-A, 8, 11 et 12), grand, est encaissé dans une large fossette, à l'avant de laquelle débute la crête antégassérienne (*cr.agas*, fig. 11), mousse. Le prootique forme le bord dorsal de la fenêtre ovale (*fe.ov*, fig. 7-A, 8, 11 et 12) et participe sur une courte distance à son bord antérieur.

L'opisthotique (*Op*, fig. 1, 2, 3, 4, 6-A, 7-A, 11 et 12) est un os globuleux, à processus paroccipital (*pr.paroc.Op*, fig. 1), subdivisé en deux processus : le processus carré (*pr.q.Op*, fig. 3, 4, 7-A, 8 et 12) et le processus mastoïde (*pr.mas.Op*, fig. 3, 4, 5, 7-A, 8 et 12) ; le premier est beaucoup plus volumineux que le second. La gouttière séparant ces deux processus est très profonde latéralement, beaucoup moins ventralement. La fosse paroccipitale (*fo.paroc.Op*, fig. 1, 2, 7-A, 8 et 12) est relativement courte, ne s'ouvrant que sur la moitié latérale de la face dorsale de l'os. L'opisthotique forme la paroi postérieure de la fenêtre ovale.

Le supraoccipital (*Soc*, fig. 1, 2, 3 et 4) a sa surface érodée ; bien qu'incomplet, il paraît avoir été peu élevé, mais large. Il forme la totalité du bord supérieur du foramen magnum (*f.mg*, fig. 1, 2, 3 et 4).

L'exoccipital (*Eoc*, fig. 1, 2, 3, 4, 5, 7-A, 8 et 12) affecte une forme en haltère, à rétrécissement au niveau du foramen jugulaire (*fo.ju*, fig. 1, 2, 3, 4, 5, 7-A, 8, 11 et 12).

Le basioccipital (*Boc*, fig. 1, 2, 3, 4, 5, 7-A, 8, 11 et 12) forme la volumineuse partie centrale du condyle occipital, flanquée par les exoccipitaux. Le condyle est fortement érodé. Il est impossible de décider si le basioccipital participait ou non au bord de la fenêtre ovale, cette région étant trop endommagée. Si oui, sa participation devait être extrêmement limitée en raison de l'extension du complexe para-basisphénoïde.

La plus grande part du carré (*Q*, fig. 3, 4, 5, 7-A et 12) est trop endommagée pour que celui-ci soit descriptible. Quant à la région antéro-dorsale, il nous a paru préférable de ne pas tenter de la dégager avec les moyens de préparation actuellement connus, du fait de l'extrême fragilité du spécimen.

C. — Fosses et orifices principaux du crâne

1. **Museau et face dorsale du crâne**

La région antérieure du museau est trop abîmée pour que la narine (*nar*, fig. 1 et 5) et la fosse maxillo-septomaxillaire soient visibles.

L'orbite (*orb*, fig. 1, 4 et 5) est grande, un peu plus longue que la fenêtre temporale (*fe.temp*, fig. 1 et 5) de dimensions moyennes. La disproportion entre ces deux ouvertures est beaucoup moins marquée que chez *Ericiolacerta*.

2. Région antérieure du palais

Comme l'avait remarqué Mendrez (1973-75 : 401) : « La fosse pour la canine inférieure (*fo.C.i*, fig. 7-B) paraît être de taille moyenne ».

L'orifice choanal (*o.ch*, fig. 7-A et B et 8) est, lui, assez petit.

Quant à la fosse sous-orbitaire (*fo. sorb*, fig. 7-A et B et 12) triangulaire, elle est assez grande », mais non « extrêmement grande » pour un Thérocéphale, contrairement à ce qui se passe selon Crompton (1955 : 174) chez « *S. hoffmani* ». Le bord antérieur oblique du processus transverse du ptérygoïde y fait saillie, à l'avant de la concavité latérale marquant ce processus.

Le foramen maxillo-palatin (*f.mx.-p*, fig. 7-A et B), situé sur la suture entre maxillaire et palatin, au niveau du bord postérieur du processus vomérin du maxillaire, est grand, prolongé à l'avant jusqu'au niveau des canines par une gouttière large et profonde.

Le foramen pour la veine palatine (*f.v.p*, fig. 7-A et B et 12) est relativement grand.

La fosse interptérygoïdienne (*fo.ipt*, fig. 7-A et B, 8 et 12) est grande, largement ouverte sur toute sa longueur. Les bords des ptérygoïdes étant quelque peu érodés, ils se rapprochent un peu moins de la ligne médiane qu'ils ne devaient le faire sur le vivant. Dans la moitié postérieure, on observe une partie du rostre caréné du parasphénoïde (*r.Psph*, fig. 7-A et B, 8 et 12).

Le foramen pour le nerf facial a été décrit avec le prootique (voir p. 176).

3. Région postérieure du crâne

Le *cavum epiptericum* a été décrit après l'épiptérygoïde (voir p. 175).

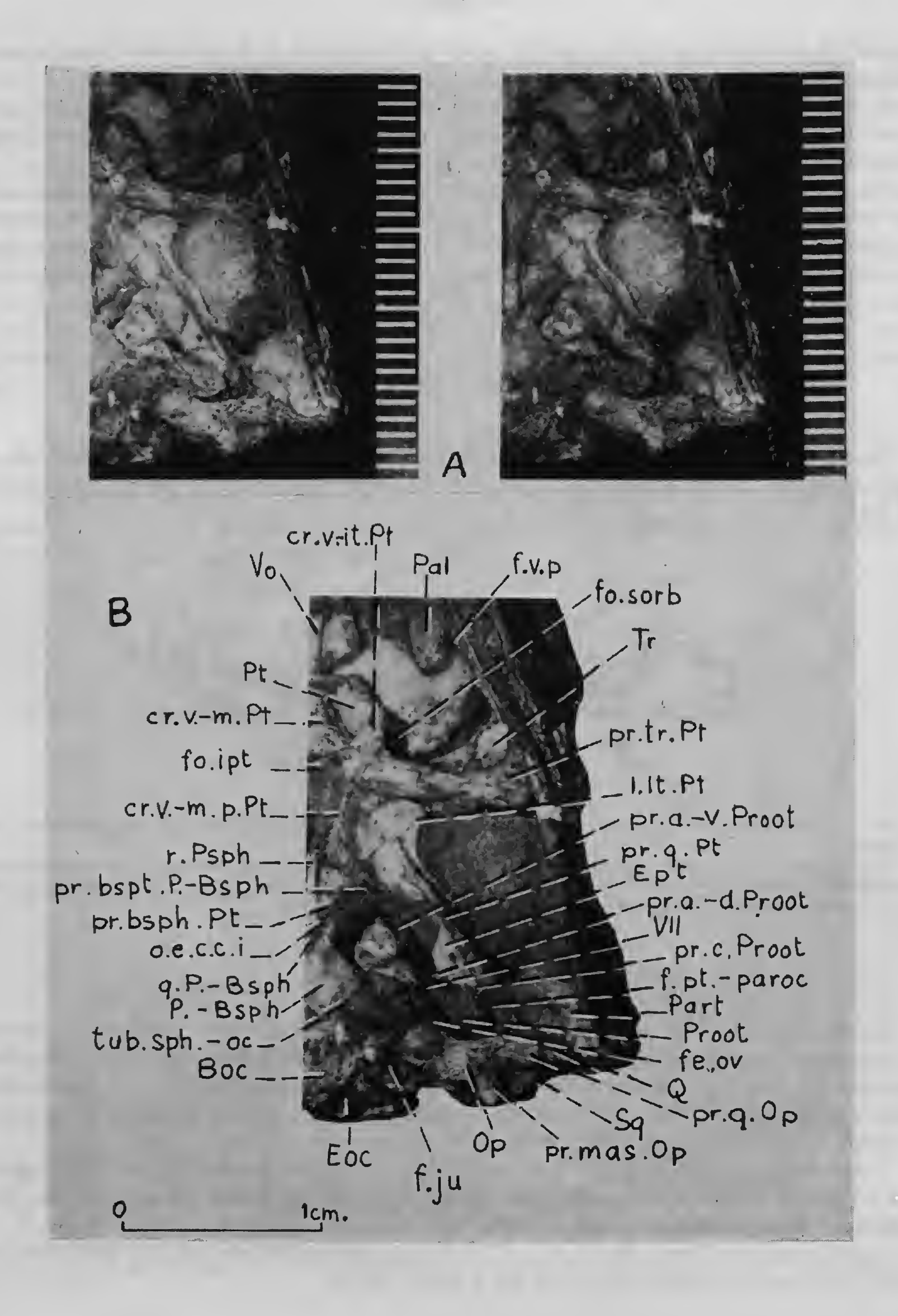
Le foramen ptérygo-paroccipital (*f.pt.-paroc*, fig. 1, 2, 7-A, 9 et 12), à bords endommagés, est relativement réduit.

L'ouverture antérieure de la fosse posttemporale (*fo.pttemp*, fig. 9 et 10) semble être bordée uniquement par le squamosal et le prootique. Une légère encoche au milieu du « plancher » de cette fosse semble être la suture entre prootique et opisthotique. L'orifice postérieur de la fosse posttemporale semble essentiellement bordé par l'opisthotique (fig. 1, 2, 3 et 4) avec participation du tabulaire et du squamosal respectivement au bord dorsal et au bord latéral. Le plancher de la fosse posttemporale correspond à la moitié médiale de la surface dorsale de l'opisthotique, la moitié latérale étant creusée par la fosse paroccipitale (*fo.paroc.Op*, fig. 1 et 3).

La fenêtre ovale (*fe.ov*, fig. 7-A, 8, 11 et 12) est située très loin de la ligne médiane, à l'extrémité de prolongements latéraux par rapport aux tubercules *spheno-occipitalia*. L'opisthotique, le complexe para-basisphénoïde, ainsi que le prootique, participent de façon certaine à son bord. Il n'est pas tout à fait impossible que le basioccipital y ait aussi participé, mais cette région est abîmée des deux côtés, laissant un doute ; de toute façon la participation du basioccipital ne pourrait être que minime.

Le foramen magnun (*f.mg*, fig. 1, 2, 3 et 4) est grand et arrondi. Tout le bord dorsal est formé par le supraoccipital ; les bords latéraux et la plus grande partie du plancher le

Fig. 12. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) no. R. 1723. Vue ventrale de la région postérieure du côté gauche du crâne. A, stéréophotographie (aprox. × 2,35). B, monophotographie. *Boc*, basioccipital ; *cr.v.-it.Pt*, crête ventro-intermédiaire du ptérygoïde ; *cr.v.-m.p.Pt*, crête ventro-médiane du ptérygoïde ; *cr.v.-m.Pt*, crête ventro-médiane du ptérygoïde ; *Eoc*, exoccipital ; *Ept*, épiptérygoïde ; *f.ju*, foramen jugulaire ; *f.pt.-paroc*, foramen ptérygo-paroccipital ; *f.v.p*, foramen postérieur du canal de la veine palatine *major* ; *fe.ov*, fenêtre ovale ; *fo.ipt*, fosse interptérygoïdienne ; *fo-sorb*, fosse sous-orbitaire ; *l.lt.Pt*, lame latérale du ptérygoïde ; *o.e.c.c.i*, orifice externe du canal de la carotide interne ; *Op*, opisthotique ; *P.-Bsph*, complexe para-basisphénoïde ; *Pal*, palatin ; *Part*, préarticulaire ; *pr.a.-d.Proot*, processus antéro-dorsal du prootique ; *pr.a.-v.Proot*, processus antéro-ventral du prootique ; *pr.bsph.Pt*, processus basisphénoïde du ptérygoïde ; *pr.bspt.P.-Bsph*, processus basiptérygoïde du complexe para-basisphénoïde ; *pr.c.Proot*, processus central du prootique ; *pr.mas.Op*, processus mastoïde de l'opisthotique ; *pr.q.Op*, processus carré de l'opisthotique ; *pr.q.Pt*, processus carré du ptérygoïde ; *pr.tr.Pt*, processus transverse du ptérygoïde ; *Proot*, prootique ; *Pt*, ptérygoïde ; *Q*, carré ; *q.P.-Bsph*, quille du complexe para-basisphénoïde ; *r.Psph*, rostre du parasphénoïde ; *Sq*, squamosal ; *Tr*, transverse ; *tub.sph.-oc*, tubercule *spheno-occipitale* ; *Vo*, vomer ; *VII*, foramen pour le nerf facial.


A
B
cr.v.-it.Pt
Vo
Pal
f.v.p
fo.sorb
Tr
Pt
cr.v.-m.Pt
pr.tr.Pt
fo.ipt
l.lt.Pt
cr.v.-m.p.Pt
pr.a.-v.Proot
r.Psph
pr.q.Pt
pr.bspt.P.-Bsph
Ept
pr.bsph.Pt
pr.a.-d.Proot
o.e.c.c.i
VII
pr.c.Proot
q.P.-Bsph
f.pt.-paroc
P.-Bsph
Part
tub.sph.-oc
Proot
fe.ov
Boc
Q
pr.q.Op
Sq
Eoc
Op
pr.mas.Op
f.ju
0
1cm.

sont par les exoccipitaux. Il n'y a qu'une petite participation du basioccipital dans la partie médiane du plancher.

Le foramen jugulaire (*f.ju*, fig. 3, 4, 7-A, 8 et 12) est grand, il est presque complètement entouré par les exoccipitaux avec la très faible participation de l'opisthotique dans l'angle ventro-latéral.

Les deux foramens pour la sortie du nerf hypoglosse, perçant l'exoccipital, sont superposés dans le foramen magnum (XII, fig. 1) ; l'orifice inférieur est orienté vers le bas tandis que l'orifice supérieur est dirigé vers le haut. Leurs correspondants dans le foramen jugulaire sont situés haut latéralement, loin de la suture entre basioccipital et exoccipital.

II. MANDIBULE

Mise à part l'extrémité antérieure de la région symphysaire et la partie latérale des os postdentaires, la mandibule (fig. 5, 6, 7-A, 8, 13 et 17-A, B et C) est en relativement bon état.

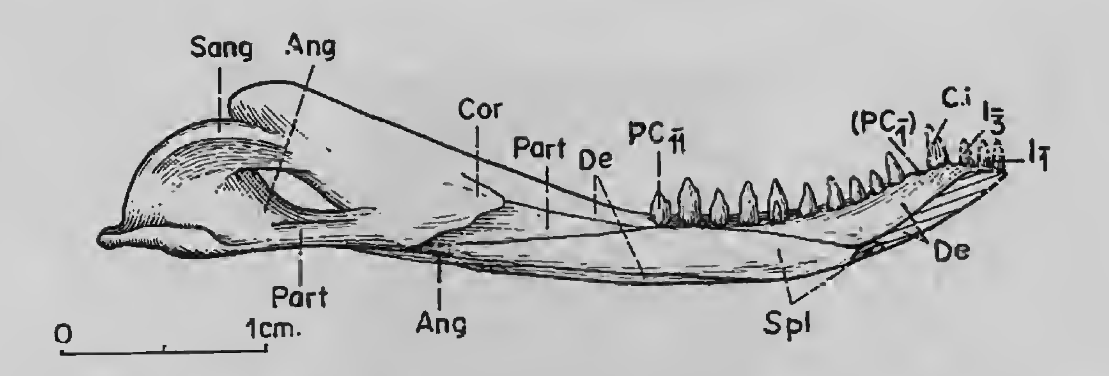


Fig. 13. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) no. R. 1723. Vue médiale de la mandibule.

Ang, angulaire ; *C.i*, canine inférieure ; *Cor*, coronoïde ; *De*, dentaire ; I_1, première incisive inférieure ; I_3, troisième incisive inférieure ; *Part*, préarticulaire ; (PC_1), alvéole de la première postcanine inférieure ; PC_{11}, onzième postcanine inférieure ; *Sang*, susangulaire ; *Spl*, splénial.

A. — Os de membrane

Le dentaire (*De*, fig. 5, 6, 7-A, 8, 13 et 17-A, B et C) est presque entièrement conservé du côté droit. Il est long et peu élevé, et son bord inférieur forme une courbe régulière ; il atteint postérieurement la moitié de la largeur de la fosse temporale et semble avoir légèrement dépassé vers le haut l'arcade zygomatique, l'extrémité arrondie du processus coronoïde faisant donc une faible saillie dans la fosse temporale.

Les angulaires (*Ang*, fig. 5, 7-A, 13 et 17-A) sont érodés des deux côtés. Un fragment de la région antérieure subsiste du côté gauche ainsi qu'une petite plaque dans la région postérieure de la mandibule du côté droit.

Le susangulaire (*Sang*, fig. 5, 6, 7-A, 8 et 13), légèrement courbé, est visible du côté gauche. Son bord supérieur forme un arc à grand rayon.

Le splénial (*Spl*, fig. 7-A, 8, 13 et 17-A, B et C) forme une petite portion de la symphyse à l'avant et devait atteindre à l'arrière le niveau du processus transverse. Son empreinte sur la branche mandibulaire gauche montre qu'il touchait le coronoïde. Sur le tiers antérieur de sa longueur, il atteint le bord inférieur du dentaire.

La mandibule étant en place, la partie postérieure du coronoïde (*Cor.* fig. 13 et 17-A) est masquée par le processus transverse. Le coronoïde s'amenuise vers l'avant, recouvrant partiellement le préarticulaire. Il ne semble pas y avoir eu plusieurs coronoïdes.

Le préarticulaire (*Part*, fig. 5, 6, 7-A, 8, 12, 13 et 17-A) forme essentiellement une longue lame effilée, qui, vers l'avant, atteint le niveau de la dernière postcanine. Dans sa partie postérieure, il émet une lame horizontale dans la direction médiane ; cette lame est ici très mince. Sa région dorsale forme à son extrémité postérieure une autre lame, verticale cette fois, et de moindre importance, dont la suture avec l'articulaire apparaît nettement.

B. — Os de cartilage

L'articulaire (*Art*, fig. 3, 5, 8-A et 13) est petit et peu visible en vue latérale ; il a le contact classique avec le carré, mais ses relations avec le quadrato-jugal sont inconnues, ce dernier os étant incomplet des deux côtés.

III. SPLANCHNOCRANE

Le stapes n'est pas conservé chez *Scaloposaurus*.

IV. DENTITION

La formule dentaire est $\frac{(X + 2)}{3}$ I $\frac{2 \text{ (ou + ?) pC, 2C}}{1\text{C}}$ $\frac{9}{11}$ PC.



Fig. 14. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) no. R. 1723. Vue labiale (vestibulaire) de la rangée dentaire supérieure gauche.
C^1, première canine supérieure ; C^2, deuxième canine supérieure ; *pC*, précanine ; PC^1, première postcanine supérieure.

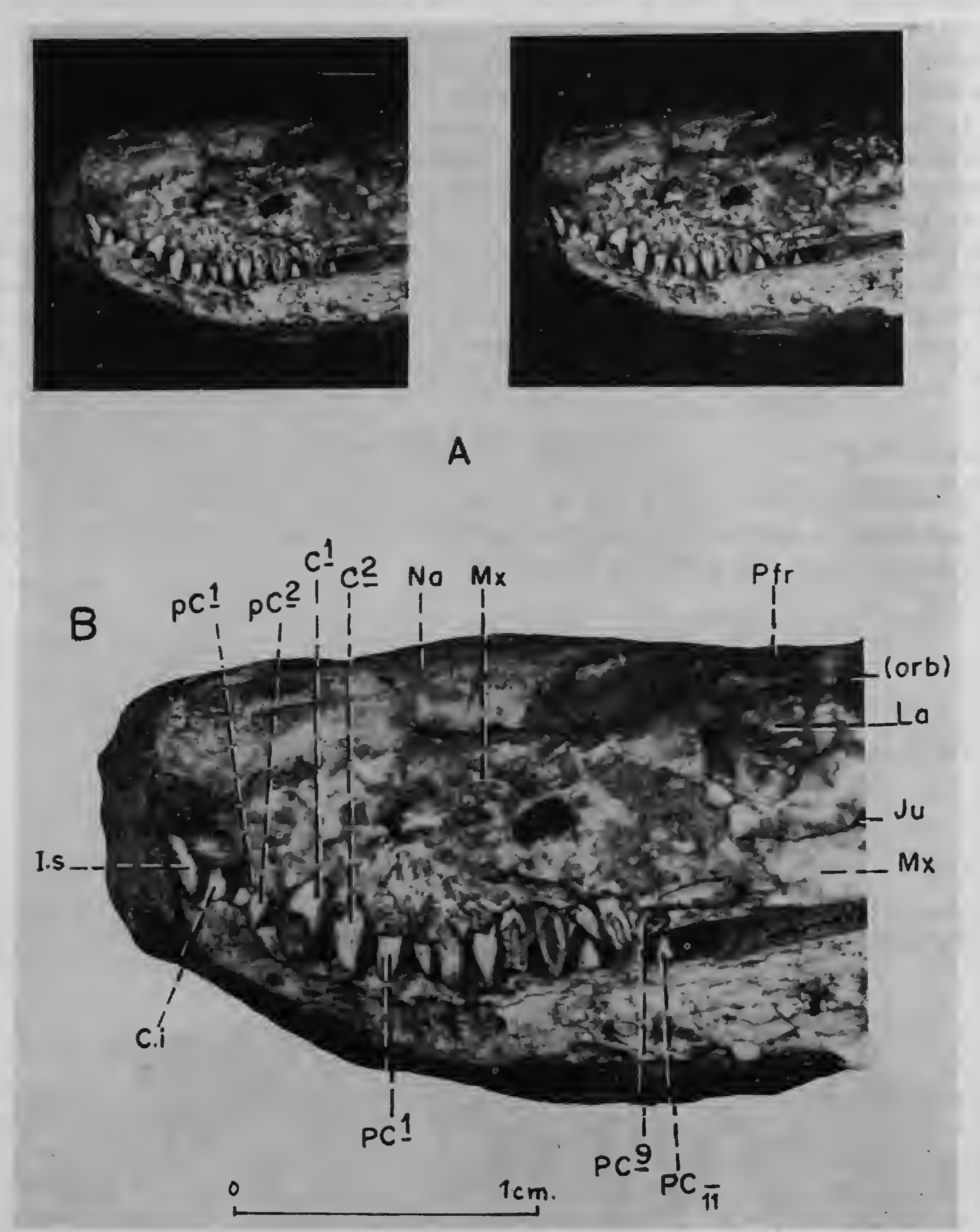


Fig. 15. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) no. R. 1723. Vue latérale gauche du museau ; A, stéréophotographie (× 2) ; B, monophotographie.

C.i, canine inférieure ; C^1, première canine supérieure ; C^2, deuxième canine supérieure ; *I.s*, incisive supérieure ; *Ju*, jugal ; *La*, lacrymal ; *Mx*, maxillaire ; *Na*, nasal ; (*orb*), orbite ; pC^1, première précanine supérieure ; PC^1, première postcanine supérieure ; PC^2, deuxième précanine supérieure ; PC^9, neuvième postcanine supérieure ; PC_{11}, onzième postcanine inférieure ; *Pfr*, préfrontal.

A. — Morphologie dentaire

1. Dents supérieures

Les incisives (*I.s.* fig. 5, 7-A et B et 14) conservées sont petites et coniques. Un léger diastème existe entre la dernière incisive et la première précanine.

Les précanines (*pC*, fig. 5, 6-A, 7-A, et B, 8, 14 et 15) sont coniques, légèrement recourbées vers l'arrière.

Les canines (C^1, C^2, fig. 5, 6-A, 7-A et B, 8, 14 et 15) sont longues, légèrement recourbées vers l'arrière et marquées de crêtes et gouttières longitudinales, d'après la deuxième canine (C^2) gauche bien conservée. La première canine (C^1), fonctionnelle, très grosse, est brisée en oblique ; la deuxième a presque achevé son éruption et n'a perdu que sa pointe et un éclat sur la face vestibulaire.

Les postcanines (mêmes figures que pour les précanines et les canines) varient légèrement mais restent relativement simples : PC^1 est un cône droit, PC^2 est également conique mais légèrement recourbée vers l'arrière, PC^3 est identique à PC^1, PC^4 est sub-conique, à léger talon postérieur et pointe recourbée vers l'arrière. Les autres postcanines sont abîmées, mais semblent avoir été de simples cônes.

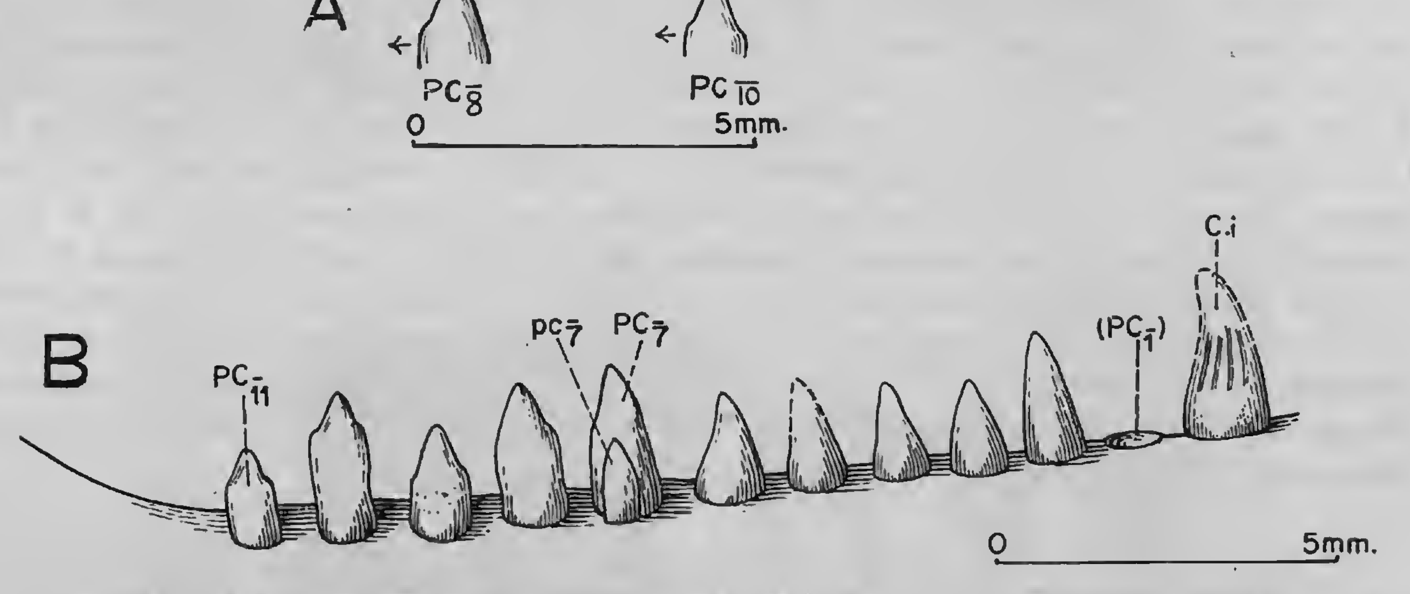


Fig. 16. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) no. R. 1723. A, vue labiale (vestibulaire) des huitième et dixième postcanines inférieures gauches ; B, vue linguale (buccale) de la rangée dentaire inférieure gauche, moins les incisives.

C.i, canine inférieure ; (PC_1), alvéole de la première canine inférieure ; PC_7, septième postcanine inférieure ; pc_7, septième postcanine inférieure de remplacement ; PC_8, huitième postcanine inférieure ; PC_{11}, onzième postcanine inférieure.

2. Dents inférieures

La morphologie des incisives inférieures n'a pu être étudiée, les alvéoles de I_1 et I_2 étant vides et la troisième incisive n'étant représentée que par un fragment (I_3, fig. 7-A et B et 13).

Seule la face interne de la canine gauche est visible (*C.i*, fig. 13, 16-B et 15).

Le degré de complexité des postcanines inférieures (fig. 5, 6-A, 13, 15, 16-A et B et 17) augmente d'avant en arrière : les cinq premières sont de simples cônes, la sixième présente un léger talon, le septième a un talon plus marqué, anguleux ; la PC_8 a une cuspide supplémentaire mésiale nette et une angulation distale. La région antérieure de la PC_9 est endommagée, tandis que l'angulation postérieure est encore plus marquée que pour PC_8. La PC_{10} présente une cuspide mésiale et une distale, la mésiale étant la plus forte. La PC_{11} est identique mais de dimensions plus faibles.

B. — Mode d'implantation des dents

1. **Dents supérieures**

La région incisive est trop abîmée pour donner des renseignements précis. Au niveau de la canine et des postcanines, le maxillaire forme un bord alvéolaire légèrement plus élevé du côté vestibulaire que du côté lingual.

La séparation entre l'alvéole de la dernière incisive et celui de la première précanine est complète tandis que les alvéoles des dents suivantes semblent incomplètement séparés sauf les deux derniers entre lesquels la paroi osseuse s'élève jusqu'au bord alvéolaire. Les parois interalvéolaires sont plus épaisses du côté lingual que du côté labial ; ceci est visible, du côté gauche, entre pC^2 et C^1 et moins clairement entre PC^5 et PC^6 et entre PC^6 et PC^7. La profondeur des alvéoles peut être observée du fait de l'érosion partielle de la paroi latérale du maxillaire au niveau des cinq dernières postcanines : au niveau de la PC^6 la profondeur de l'avéole est nettement supérieure à 50 % de la hauteur totale de la dent.

Les bords alvéolaires sont nets ; il n'y a pas d'os d'attachement. Lydekker (1890 : 71) notait déjà l'absence d'ankylose des dents de *Scaloposaurus*. La présence « d'os d'attachement » a été observée chez d'autres Thérapsides : chez les Thérocéphales *Ericiolacerta* (Crompton, 1961 : 234) et *Ictidosuchoides* (*obs. pers.*) et chez les Cynodontes : *Cyrbasiodon* (Mendrez, 1972*b* : 55).

2. **Dents inférieures**

La région incisive n'apporte guère plus de renseignements qu'à la mâchoire supérieure. La différence d'élévation entre bords alvéolaires vestibulaire et lingual est négligeable au niveau de la canine et de la première postcanine, mais augmente régulièrement vers l'arrière, le bord vestibulaire devenant de plus en plus haut.

Selon Pamela Robinson (*comm. pers.*, 27 juillet 1974), la notion de thécondontie est à réviser, car celle-ci impliquait une égale hauteur des bords vestibulaires et linguaux des alvéoles, ce qui est rarement le cas dans des groupes considérés comme « thécodontes ». Comme c'est le cas chez *Scaloposaurus*, l'existence d'un « parapet » vestibulaire fait apparaître l'implantation, à première vue, comme ressemblant au type pleurodonte. P. Robin-

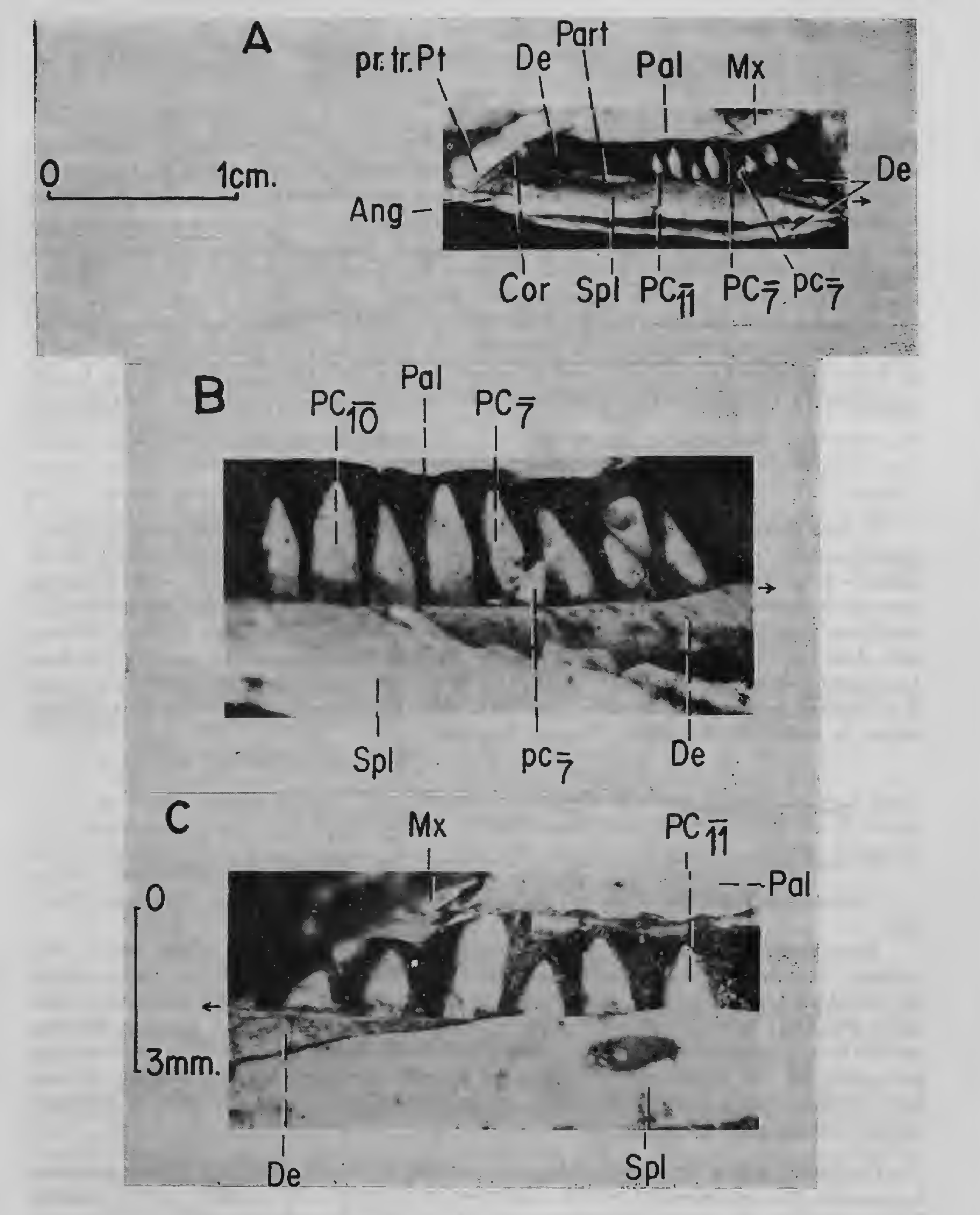


Fig. 17. — *Scaloposaurus constrictus*, Scaloposauridae, B.M.(N.H.) no. R. 1723. A, vue linguale de l'hémimandibule gauche ; B, vue linguale des postcanines inférieures gauches ; C, vue linguale des postcanines inférieures droites.

Ang, angulaire ; *Cor*, coronoïde ; *De*, dentaire ; *Mx*, maxillaire ; *Pal*, palatin ; *Part*, préarticulaire ; PC_7, septième postcanine inférieure ; pc_7, septième postcanine inférieure de remplacement ; PC_{10}, dixième postcanine inférieure ; PC_{11}, onzième postcanine inférieure ; *pr.tr.Pt*, processus transverse du ptérygoïde ; *Spl*, splénial.

son suggère d'utiliser comme critère le plus important entre pleurodontie et thécodontie la profondeur de l'alvéole : une dent est considérée comme d'implantation de type thécodonte lorsque plus de 50 % de la dent est incluse dans l'alvéole (la hauteur de celui-ci étant mesurée du côté du bord le plus bas, le bord lingual). Tous les stades intermédiaires existent. Nous suggérons de considérer l'implantation dentaire chez *Scaloposaurus* comme de type « para-thécodonte », réservant le terme de « proto-thécodonte » pour les Pélycosaures chez lesquels le mode d'implantation est très voisin mais l'alvéole relativement moins profond. Par contre l'implantation dentaire est chez *Ericiolacerta* plus proche du type thécodonte, car non seulement l'alvéole est profond mais (*cf.* Crompton, 1961, fig. 1) les bords alvéolaires et linguaux sont de même hauteur. Dans le cas d'*Ericiolacerta*, la présence d'os d'attachement fait considérer le mode d'implantation comme ankylothécodonte.

C. — Remplacement dentaire

Si chez *Ericiolacerta* et *Scaloposaurus* le mode de remplacement correspond au schéma général suggéré par Edmund (1969), et si la position de la dent de remplacement est la même — labiale et postérieure par rapport à la dent qui va être remplacée —, en revanche chez ces deux genres la vitesse de remplacement d'une dent par la suivante est différente : tandis que chez *Ericiolacerta* la nouvelle dent, en cours de croissance, migre tôt vers l'alvéole de la dent fonctionnelle (Crompton, 1962, fig. 1), chez *Scaloposaurus*, au contraire, la dent de remplacement (pc_7, fig. 13, 16, et 17-A et B) émerge notablement de son alvéole avant de se déplacer latéralement et reste à côté de la dent fonctionnelle (PC_7), ayant déjà presque atteint la moitié de la hauteur de cette dernière.

1. **Dents supérieures**

Le côté gauche est mieux conservé et a permis les observations suivantes :

Canines : la première canine est âgée, brisée ; la seconde a presque achevé son éruption.

Postcanines : Série impaire : la première postcanine est une dent adulte, jeune, bien en place ; la troisième est une dent jeune dont l'éruption est presque achevée ; la cinquième est une dent presque adulte ; la septième est une jeune dent en cours d'éruption, plus petite que PC^1 ; la neuvième est une jeune dent en cours d'éruption — étant la dernière dent de la série maxillaire, sa taille est équivalente à celle de PC^7. — Série paire : la deuxième postcanine est une jeune dent qui a presque terminé son éruption ; la quatrième est une dent adulte intacte ; la sixième est une adulte un peu plus longue que PC^4 ; la huitième est une adulte prête à tomber.

Par conséquent la série paire est ici plus âgée que la série impaire. Pour la série impaire, la séquence de remplacement semble concerner trois dents : $PC^1 < PC^3 < PC^5$; ensuite il y a répétition du même phénomène avec PC^7 et PC^9. Pour la série paire, il en est de même : $PC^2 < PC^4 < PC^6$, mais, ici, PC^8 n'est pas encore tombée pour laisser la place à la dent suivante équivalente de PC^2.

2. Dents inférieures

Les dents inférieures sont plus faciles à observer également du côté gauche.

Canine : une seule canine fonctionnelle, dont la pointe est brisée.

Postcanines : Série impaire : l'alvéole de la première postcanine est vide ; la troisième postcanine est une dent adulte, jeune, presque totalement sortie ; la cinquième est une dent adulte dont la pointe est masquée par une jeune dent tombée ; la septième est une dent adulte branlante dans son alvéole (PC_7). Du côté lingual, lui est juxtaposée la première dent de la nouvelle séquence (pc_7) en cours d'éruption ; la neuvième postcanine est une adulte presque complètement sortie ; la onzième, la dernière de la série, est complètement sortie mais est de faibles dimensions. — Série paire : la deuxième postcanine est une dent adulte prête à tomber ; la quatrième est une jeune adulte presque complètement sortie ; la sixième est une dent adulte forte, la dernière de la série à morphologie simple. La huitième postcanine est une dent adulte plus haute que PC_6 ; PC_{10} est également adulte et encore plus grande.

Donc, à la mandibule aussi, la série paire est plus âgée que la série impaire. On peut transcrire comme suit, pour la série impaire :

$$PC_1 < PC_3 < PC_5 < PC_7$$
$$pc_7 < PC_9 < PC_{11}$$

(le signe < correspond à la différence d'âge et ne coïncide pas nécessairement avec la différence de taille) ; et pour la série paire :

$$PC_2 < PC_4 < PC_6 < PC_8 < PC_{10}$$

A la mandibule, la division de la rangée dentaire en séquence de trois dents n'apparaît donc pas clairement si l'on considère la rangée dentaire dans sa totalité ; il semble qu'il faille considérer deux groupes : celui des six premières postcanines, simples, coniques, et celui des cinq dernières, à tendance à la tricuspidie.

D. — Occlusion et attrition

L'occlusion est du type le plus fréquent chez les Thérocéphales : les dents supérieures sont externes aux dents inférieures. Il a été impossible de déterminer des facettes d'attrition.

« Dans chaque série paire ou impaire, les dents les plus âgées sont les dents postérieures, ce qui correspond à une séquence d'éruption dentaire d'arrière en avant. Ceci est en accord avec le texte de Crompton (1962 : 239) à propos de l'existence d'une vague de remplacement passant d'arrière en avant le long de chaque série numérotée en alternance chez les " Cynodontes primitifs de la zone à *Cistecephalus* " (Crompton, Thèse M.S. non publiée) et autres Thérapsides primitifs. (Romer et Price, 1940). » (*In* Mendrez, 1972*b* : 55.)

DISCUSSION

Suivant les auteurs, la famille des Scaloposauridae a compris un nombre variable de genres : le plus grand nombre est trouvé dans la liste établie par Haughton et Brink (1954 : 142-146) : dix-huit genres sont inclus dans les Scaloposauridae par ces auteurs. Crompton (1955 : 160-162) conserve un grand nombre de genres (quatorze) dans la famille des Scaloposauridae et subdivise celle-ci en différents groupes établis suivant le degré d'évolution de six caractères, à savoir :

1. l'aspect de l'arcade postorbitaire,
2. la présence ou l'absence du foramen pinéal,
3. les dimensions relatives de la canine,
4. la morphologie des postcanines,
5. le degré de développement d'un éperon dorsal du jugal,
6. la présence ou l'absence du palais secondaire.

Douze genres sont ainsi répartis en quatre groupes : A, B, C et D. Deux genres ne sont pas classés. Il décrit alors une nouvelle espèce de *Scaloposaurus* : *S. hoffmani* (espèce pour laquelle je propose un genre propre, *Scalopolacerta* : voir p. 196).

Par contre Watson et Romer (1956 : 75 et 76) réduisent le nombre des Scaloposauridae à douze.

Sigogneau (1963 : 32-35) reprend la classification de Crompton, en notant l'existence de stades intermédiaires aux quatre groupes (A, B, C, D) reconnus par ce dernier auteur, et en subdivisant les Scaloposauridae en formes à museau long et formes à museau court (: 34-35). Selon cet auteur, ce dernier groupe « bien qu'encore hétérogène », où le « museau reste court, en même temps que le crâne, assez trapu, s'élargit fortement au niveau de la fosse temporale pour acquérir un contour plus ou moins triangulaire » comprendrait *Scaloposaurus constrictus* et *hoffmani*, *Ictidosuchops*, *Icticephalus*, *Ericiolacerta*, *Ictidostoma* et, comme cas extrêmes, *Nanictidops* et *Pelictosuchus*.

Des formes citées par Sigogneau, Brink (1965 : 137) enlève *Ictidosuchops* pour le replacer parmi les Ictidosuchidae.

L'appartenance de quatre autres formes aux Scaloposauridae nous paraît discutable :

Icticephalus était représenté par deux spécimens. Le type, dont le palais est partiellement préparé, est peut-être une forme jeune de la famille des Pristerognathidae. Le paratype, après préparation, s'est révélé suffisamment différent pour que Mendrez (1973 : 75 : 379, 382, 386-387, fig. 4, pl. III) en fasse un nouveau genre, *Crapartinella*, placée dans une nouvelle famille, les Crapartinellidae.

Ictidostoma, déjà considéré par Broom (1932 : 73) comme « plus typiquement Thérocéphale que *Scaloposaurus* », par Haughton et Brink (1954 : 143), comme Scaloposauridae douteux et placé par Watson et Romer (1956 : 76) dans les Bauriamorpha *incertae sedis*, n'est guère mieux connu actuellement. Il nous paraît donc préférable de ne pas l'inclure dans notre comparaison.

Nanictidops est une forme massive dont le palais semble être à un stade d'évolution

comparable à celui de *Ictidosuchops*, mais qui est caractérisé par un museau court et une dentition extrêmement puissante tant dans les régions antécanine et canine, que dans la région postcanine. Watson et Romer (1956 : 74) créèrent pour lui la famille des Nanictidopsidae. Il nous paraît également préférable de laisser ce genre hors des Scaloposauridae.

Pelictosuchus, à formule dentaire réduite, à large plaque prémaxillaire et à palais encore relativement primitif — la plaque antérieure des vomers présentant un léger élargissement postérieur, mais le bord mésial des maxillaires restant droit et dans le prolongement du bord des palatins —, à dernières postcanines supérieures marquées d'un léger talon, a aussi été placé par Watson et Romer (1956 : 74) parmi les Nanictidopsidae. Il nous paraît également préférable de l'éliminer de la comparaison avec *Scaloposaurus*.

Depuis l'étude de Sigogneau, Cluver (1969) a décrit un nouveau genre de Scaloposauridae, *Zorillodontops*, que nous discuterons avec les formes à museau court.

Par ailleurs, le genre *Nanictocephalus*, bien qu'inclus dans les Scaloposauridae par Haughton et Brink (1954 : 144) et Watson et Romer (1956 : 75), n'a été cité ni par Crompton ni par Sigogneau. Il nous paraît cependant nécessaire de l'inclure dans notre comparaison.

Nous considérons donc ici cinq formes : *Scaloposaurus constrictus*, *Scalopolacerta, hoffmani*, *Nanictocephalus*, *Zorillodontops* et, enfin, un dernier genre qui, selon les auteurs, est placé parmi les Scaloposauridae ou mis dans une famille à part, les Ericiolacertidae : *Ericiolacerta*.

Sur le tableau comparatif, il nous apparaît que les cinq formes considérées correspondent a des genres distincts bien que certains caractères ne soient pas accessibles à l'observation, en particulier en ce qui concerne *Zorillodontops* et *Nanicticephalus*.

La diagnose de *Scaloposaurus* a été donnée au début de ce texte. Ce genre nous paraît n'être actuellement représenté que par un spécimen, le type de *Scaloposaurus constrictus*. Brink (1960 : 175) considérait que parmi les spécimens attribués au genre *Ictidosuchops*, au moins le spécimen B.P.I. no. F. 2125/M. 270 « n'est pas un *Ictidosuchops intermedius*, mais un *Scaloposaurus constrictus*, en raison de l'étroitesse du crâne ». Brink, cependant, admet qu'il est « tellement déformé et écrasé qu'il est [...] très dangereux de s'appuyer sur un caractère particulier en raison de la différence d'impression qu'il tend à créer ». Ce spécimen est en effet très déformé et écrasé latéralement ; par ailleurs, le museau est en ciment : aussi aucun des caractères vraiment diagnostiques de *Scaloposaurus* n'est reconnaissable dans ce spécimen et il vaut certainement mieux ne pas en tenir compte.

La forme la plus voisine de *Scaloposaurus* est *Nanicticephalus* dont la diagnose est la suivante : Forme à petit crâne de la taille de celui de *Scaloposaurus*. Presque tous les caractères externes sont identiques à ceux de *Scaloposaurus*. Pour ce qui est des caractères visibles, *Nanicticephalus* ne diffère de *Scaloposaurus* que par un degré de tricuspidie beaucoup plus élevé : même la première postcanine supérieure est tricuspide en vue latérale chez *Nanicticephalus*. Si le palais se révélait identique, les deux genres seraient synonymes et *Nanicticephalus richardi* pourrait être considéré comme une autre espèce du genre *Scaloposaurus*. Malheureusement l'état d'écrasement du type de *Nanicticephalus richardi* ne permet pas d'en préparer le palais et il faut attendre la découverte d'un autre spécimen pour conclure. La formule dentaire supérieure est ?I, 2 pC, 2C, 7 (ou +) PC.

Ces deux formes sont considérées comme provenant de la zone à *Cistecephalus*.

Tableau I.

(Les spécimens sont cités par ordre de taille croissante de gauche à droite.)

	Zorillodontops gracilis Cluver, 1969	*Ericiolacerta parva* Watson, 1931	*Scalopolacerta hoffmani* Mendrez-Carroll (*Scaloposaurus hoffmani* Crompton, 1955)	*Scaloposaurus constrictus* Owen, 1876	*Nanicticephalus richardi* Broom, 1940
Localité	Afrique australe Edenville, O.F.S.	Afrique australe Harrismith, O.F.S. (même ferme)	Afrique australe Harrismith, O.F.S. (même ferme)	Afrique australe Les « Sneeuwberg », Graaff-Reinet, C.P.	Afrique australe Doornplaas, Graaff-Reinet, C.P.
Horizon	Trias inférieur : probablement zone à *Lystrosaurus*	Trias inférieur : zone à *Lystrosaurus*	Trias inférieur : zone à *Lystrosaurus*	Permien supérieur : zone à *Cistecephalus* ?	Permien supérieur : zone à *Cistecephalus*
Collection	South African Museum, Cape Town Afrique du Sud *S.A.M. no. K. 1392*	University Museum of Zoology, Cambridge, Angleterre *C.U.M.Z. no. R. 377/T. 369*	National Museum, Bloemfontein, O.F.S., Afrique du Sud *N.M.B. no. C. 102/QR 597*	British Museum (Natural History) Londres, Angleterre *B.M.(N.H.) no. R. 1723*	Rubidge Collection Graaff - Reinet, C.P., Afrique du Sud *R.C. no. 16*
Longueur du crâne	très faible	très faible	faible	faible	faible
Museau — Dimensions	très court	très court	très court	court	court
Museau — Constriction post-canine	?	absente	absente	marquée	?
Orbites	relativement grandes	grandes	grandes	grandes	grandes
Fenêtres temporales	courtes	courtes	courtes	de longueur moyenne	courtes

Arcades postorbitaires	complètes	complètes	incomplètes, à processus descendant du postorbitaire très court	incomplètes, mais à processus descendant du postorbitaire long	incomplètes, mais à processus descendant du postorbitaire long
Barres sous-orbitaires	minces	relativement épaisses	relativement épaisses	minces	minces
Arcades zygomatiques — Épaisseur	minces	relativement épaisses	?	minces	?
Arcades zygomatiques — Relief	?	non saillantes	saillantes	saillantes	?
Arcades zygomatiques — Courbure	?	coude marqué entre bord dentigère du maxillaire et l'amorce de l'arcade zygomatique. Watson (1931 : 1182)	?	courbe régulière du maxillaire, du bord dentigère au bord inférieur de l'arcade zygomatique. Watson (1931 : 1182)	?
Jugal	long en avant des orbites		court	long en avant des orbites	probablement moyennement long
Frontaux — Longueur	ensemble plus long que large	ensemble beaucoup plus long que large	ensemble beaucoup plus long que large	ensemble à peine plus long que large	? probablement courts
Frontaux — Participation au bord supérieur des orbites	moyenne	faible	faible	grande	grande
Postfrontal	présent	absent	absent	absent	absent
Postorbitaire — Processus antérieur	extrêmement réduit	long	très long	moyennement long	moyennement long
Postorbitaire — Processus postorbitaire	long	long	extrêmement court	long	long

Pariétaux	Région intertemporale	moyennement élevée	bombée à l'avant, concave à l'arrière	légèrement bombée	presque plane	?
	Foramen pinéal	présent, petit	absent	absent	présent, de taille moyenne	présent de taille, moyenne
	Crêtes para-sagittales	?	très fortes	?	faibles (angulations plutôt que crêtes)	?
	Crête sagittale pariétale	relativement marquée	absente ; en son lieu petite crête prolongeant la crête médiane de l'occiput	absente	présente, très faible	
	Participation des pariétaux à l'occiput	?	forte, sur toute la largeur de l'interpariétal et une partie des tabulaires	nulle	extrêmement réduite, en pointe entre interpariétal et tabulaire	?
Occiput		?	élevé	élevé	bas et large	?
		?	à peine séparé de la face dorsale	nettement séparé de la face dorsale	nettement séparé de la face dorsale	?
Supraoccipital		?	peu élargi	moyennement large	large	?
Participation du tabulaire au bord de l'ouverture postérieure de la fosse posttemporale		?	grande : le tabulaire forme tout le bord supérieur et tout le bord latéral	moyenne : le tabulaire forme la moitié latérale du bord dorsal et la moitié supérieure du bord latéral	très faible (seulement la moitié supérieure du bord latéral) : le tabulaire est exclu du bord supérieur par l'opisthotique et le squamosal et de la base du bord latéral par le squamosal	?
Palais secondaire		?	de type mammalien	de type mammalien	très spécialisé	?

Palais	Fosses canines	?	petites	?	grandes	?
Palais	Contact entre les maxillaires	?	processus palataux des maxillaires jointifs sur la moitié de leur longueur	en contact en dessous des vomers à l'avant, *cf.* Crompton (1955 : 174)	jamais en contact	?
Palais	Contact voméro-maxillaire	?	contact simple au niveau des trois premières postcanines	contact simple à l'arrière	processus palatal du maxillaire pineé entre les lames des vomers	?
Palais	Participation du palatin au palais secondaire	?	possible au niveau de l'antépénultième post-canine	nulle	nulle	
Palais	*Crista choanalis*	?	dans le plan des vomers	très ventrale par rapport aux vomers	dans le plan des vomers	?
Palais	Orifice choanal	?	postérieur au bord antérieur du palais primaire (condition rappelant celle des Cynodontes)	un peu en avant du niveau du bord antérieur du palais primaire, visible en vue ventrale	un peu en avant du niveau du bord antérieur du palais primaire, visible en vue ventrale	?
Prémaxillaires		?	formant une grande plaque palatale	?	petite plaque palatale à processus vomérins courts	?
Vomers		?	longuement masqués à l'avant par les maxillaires	partiellemnt masqués à l'avant par les maxillaires	visibles en vue ventrale sur toute leur longueur	?
Fosses sous-orbitaires		?	très grandes, ovales	très grandes, ovales	de taille moyenne, subtriangulaires	?
Ptérygoïdes	Crête ventro-intermédiaire	?	longue et haute	longue et haute	mousse	?
Ptérygoïdes	Tubérosité	?	forte	forte	faible	?
Ptérygoïdes	Processus transverses	?	en pente douce latéralement	en pente douce latéralement	fortement concave latéralement	?

Fosse inter-ptérygoïdienne		?	grande, ouverte sur toute sa longueur	grande, ouverte sur toute sa longueur	grande, ouverte sur toute sa longueur	?
Transverse		?	bref, présentant un méplat, régulièrement élargi, médial par rapport à la crête transverse	allongé ver l'arrière, à méplat médial limité à la partie recouvrant le processus transverse du ptérygoïde	allongé vers l'arrière, à méplat médial très étalé à l'arrière, recouvrant largement le processus transverse du ptérygoïde, et réduit à l'avant	?
Complexe para-basisphénoïde	Quille	?	moyennement longue	courte	minuscule	?
	Aspect des tubercules sphéno-occipitaux	?	très volumineux	très volumineux	très volumineux	?
	Extension latérale par rapport aux tubercules	?	grande	absente	grande	?
	Participation au bord de la fenêtre ovale	?	grande	grande	grande	?
Participation du basi-occipital au bord de la fenêtre ovale		?	forte	forte	très faible, peut-être nulle	?
Mandibule	Angle mentonnier	absent, courbe régulière	marqué	marqué	absent, courbe régulière	
	Angle goniaque à la base du processus coronoïde	absent, courbe régulière	marqué	marqué	absent, courbe régulière	
Formule dentaire		(voir p. 196)	(voir p. 197)	(voir p. 196)	(voir p. 181)	(voir p. 189)
Incisives supérieures		fortes	fortes	?	?	?

Longueur de la région antérieure aux canines supérieures (région antécanine)	extrêmement grande	grande	moyenne	moyenne	grande
Canines supérieures	canine forte et très longue, très distincte des postcanines	canine(s) peu distincte(s) des postcanines	canine(s) peu distincte(s) des postcanines	canines fortes, cannelées, très distinctes des postcanines	canines fortes, très distinctes des postcanines
Postcanines supérieures : Dimensions et espacement	faibles, serrées	fortes, espacées	moyennement fortes et légèrement espacées	faibles, serrées	faibles, serrées
Postcanines supérieures : Morphologie	PC^1 conique, PC^2 bicuspide ; les suivantes de PC^3 à PC^6 sont tricuspides ; PC^7 et PC^8 ?	l'avant-dernière est peut-être tricuspide	les six postcanines antérieures sont coniques ; PC^7 et PC^8 sont tricuspides ; PC^9 bicuspide, *cf.* Crompton (1955 : 175)	semblent coniques en vue latérale ou tout au plus à talon (PC_4)	tricuspides en vue latérale, même la première
Emplacement de la dernière postcanine supérieure	au niveau de la limite antérieure de l'orbite	en avant de l'orbite	en avant par rapport à l'orbite	en avant de l'orbite	en avant de l'orbite
Canine inférieure	?	mal différenciée	peu différenciée	bien différenciée ; à cannelures	?
Postcanines inférieures	?	au moins les sept dernières sont tricuspides	les cinq dernières sont tricuspides	les cinq premières sont coniques ; PC_6 et PC_7, à talon ; les quatre dernières (de PC_8 à PC_{11}) sont tricuspides	? ; une des dernières PC_n présente une tricuspidie très accentuée

Les trois formes suivantes proviennent, elles, de la zone à *Lystrosaurus*. Le palais du plus petit spécimen, *Zorillodontops*, est inaccessible, mais ceux des deux autres, *Scalopolacerta* et *Ericiolacerta*, montrent deux stades différents de palais secondaire à maxillaires jointifs sur la ligne médiane.

La diagnose de *Zorillodontops*, à nombreuses lacunes du fait de l'état de conservation du spécimen, est nécessairement brève : Forme à crâne très petit, de la taille de celui d'*Ericiolacerta*, à museau très court. Les barres sous-orbitaires et les arcades zygomatiques et postorbitaires sont faibles. L'arcade postorbitaire est complète, formée par le long processus latéral du postorbitaire et le très long processus postorbitaire du jugal. La région intertemporale est large. Le foramen pinéal est situé à mi-longueur du pariétal. Un volumineux postfrontal est présent. Le bord inférieur du dentaire forme une courbe régulière. Le processus coronoïde pointe vers le haut à l'angle antéro-latéral de la fosse temporale. A la mâchoire supérieure, la canine visible, bien individualisée, carénée, est extrêmement longue. La première postcanine est conique, la seconde postcanine est bicuspide et les quatre suivantes tricuspides. La tricuspidie semble comparable à celle de *Nanicticephalus*. Les postcanines sont serrées les unes contre les autres.

Formule dentaire : $\frac{6}{?}$ I $\frac{1 \text{ (ou +) pC, } 1 \text{ (+ 1?) C}}{? \text{ C}}$ $\frac{8}{?}$ PC.

Scalopolacerta gen. nov. (espèce-type : *Scaloposaurus hoffmani*) est mieux connu et la liste des caractères diagnostiques s'établit comme suit : Forme à petit crâne élargi postérieurement, mais relativement moins que chez *Scaloposaurus*, à museau très court sans constriction postcanine, à barres sous-orbitaires d'épaisseur moyenne et à arcades zygomatiques faibles. Les arcades postorbitaires sont presque inexistantes en raison de la brièveté extrême du processus latéral des postorbitaires. La région intertemporale est large, sans foramen pinéal. Le jugal est court et ne dépasse pas à l'avant le bord antérieur de l'orbite. Le pariétal ne semble pas participer à l'occiput. Le palais secondaire, en cours de formation, est à un stade relativement avancé : les bords des plaques palatales des maxillaires forment un V à angle aigu antérieur ; les maxillaires seraient convergents et jointifs sur une très brève distance à l'avant (Crompton, 1955 : 174), ventralement par rapport au vomer. La plaque antérieure des vomers est plane et sa moitié postérieure est séparée en deux par une petite crête médiane (Crompton, 1955, fig. 9B). Le processus transverse des ptérygoïdes présente une concavité latérale marquée et est recouvert par un transverse largement étalé. Au niveau des tubérosités *spheno-occipitalia*, le complexe parabasisphénoïde s'élargit peu et ne présente pas d'extensions latérales par rapport à ces tubérosités. Le dentaire a un angle mentonnier et un angle goniaque marqués. A la mâchoire supérieure, la canine est peu distincte des postcanines. Les six premières postcanines sont simples, coniques, les deux suivantes tricuspides et la dernière bicuspide, à cuspide accessoire. Les cinq postcanines inférieures sont tricuspides.

La formule dentaire est : $\frac{?}{4}$ $\frac{0 \text{ (ou ?) pC, } 1 \text{ (ou ?) C}}{1 \text{ C}}$ $\frac{9}{10}$ PC.

Quant à *Ericiolacerta*, le genre le plus différent de *Scaloposaurus* parmi les formes étudiées ici, il se définit comme suit : Forme à crâne sans constriction postcanine ; à occiput élevé. Les barres sous-orbitaires et les arcades zygomatiques sont très épaisses. L'amorce

de l'arcade zygomatique forme un coude marqué avec le bord dentigère du maxillaire. L'arcade postorbitaire devait être complète car le processus latéral du postorbitaire est extrêmement long. La région intertemporale est large, sans foramen pinéal. Les orbites sont plus grandes que les fenêtres temporales. Il y a une faible crête « sagittale » dans la région postérieure du pariétal mais celle-ci ne semble pas correspondre à la crête sagittale classique déterminée par les muscles adducteurs de la mandibule. *Ericiolacerta* possède des crêtes parasagittales fortes, plus élevées que la « sagittale ». Celle-ci est en continuité avec la crête médiane de l'occiput et correspond plutôt à une invasion du toit crânien par les muscles nuchaux. La crête lambdoïde est marquée latéralement, mais est presque interrompue médialement. Le jugal est court, ne dépassant pas, vers l'avant, le bord antérieur de l'orbite. Le pariétal participe à l'occiput. Le palais secondaire est de type paramammalien : les prémaxillaires, jointifs à l'avant, forment une large plaque palatale peu affectée par les fosses pour les canines inférieures, qui sont de taille réduite. Les plaques palatales (processus vomérins) des maxillaires sont jointives sur la ligne médiane dans leur moitié antérieure. Il est possible que les palatins participaient au palais secondaire (*cf.* Watson, 1931, fig. 3, et *cf.* Mendrez, 1973-75, fig. 14, selon la reconstitution du côté gauche considérée comme la plus probable). *Ericiolacerta* présente une tendance à l'aplatissement de la région postérieure du palais primaire : le processus transverse des ptérygoïdes s'incline en pente douce vers la fosse sous-orbitaire. Le transverse est bref, mais large sur toute sa longueur. Le dentaire a un angle mentonnier et un angle goniaque marqués. Le complexe parabasisphénoïde présente apparemment de larges extensions latéralement aux tubercules *spheno-occipitalia*. A la mâchoire supérieure, le nombre des canines est incertain (1 ou 2). Les canines sont peu différenciées des postcanines. Celles-ci ont une section circulaire (ce qui en subsiste rend impossible toute description de détail). Les postcanines supérieures sont relativement peu nombreuses (6 ou 7) et fortement espacées. La tricuspidie des postcanines inférieures est très marquée : au moins les sept dernières sont tricuspides, les cuspides mésiale et distale sont fortement individualisées. L'implantation des postcanines est de type thécodonte avec os d'attachement (= ankylothécodonte). Leur remplacement est relativement rapide.

La formule dentaire est : $\frac{5}{5}$ I $\frac{1 \text{ pC ?, } 1 \text{ (ou 2) C}}{1 \text{ C}}$ $\frac{7 \text{ (ou 6)}}{9}$ PC.

Scaloposaurus et *Nanicticephalus* nous apparaissent, d'après les caractères externes, très voisins et, malgré notre ignorance de la structure du palais de *Nanicticephalus*, nous suggérons de les conserver dans la même famille, les Scaloposauridae. Ces deux genres sont peut-être représentés par des formes juvéniles, mais nous ne connaissons pas de forme de grande taille ayant un palais de structure aussi particulière que celle du palais du type de *Scaloposaurus*.

Scalopolacerta paraît être le correspondant à museau court de *Tetracynodon darti* (Sigogneau, 1963 : 21). Ces deux formes présentent un contact de la région antérieure des plaques palatales (= processus vomérins) des maxillaires sur la ligne médiane. Les deux genres ont également évolué de la même façon en ce qui concerne la disparition de l'orifice pinéal et le raccourcissement du processus latéral du postorbitaire. Leur position taxonomique sera discutée ultérieurement avec celle de formes actuellement dispersées dans de nombreuses familles : Ictidosuchidae, Scaloposauridae, Silpholestidae, etc.

Zorillodontops paraît être dans la zone à *Lystrosaurus* une forme relativement conservatrice que nous laissons temporairement à part tant que le palais ne sera pas connu.

Ericiolacerta semble être suffisamment éloigné des autres formes pour être maintenu dans la famille des Ericiolacertidae.

CONCLUSION

Tous les auteurs admettent que la famille des Scaloposauridae telle qu'elle était constituée jusqu'à présent était hétérogène. Il nous paraît plus prudent de la limiter au seul genre *Scaloposaurus*, en y ajoutant peut-être *Nanicticephalus*. Cette famille serait définie comme suit, dans les Scaloposauria :

1. Formes de petite taille, donc à crâne possédant les caractéristiques communes aux formes adultes de petite taille et aux individus juvéniles de plus grandes formes [orbites relativement grandes, boîte crânienne relativement volumineuse, crêtes d'insertions musculaires faibles, dents cuspidées — Hotton (1955 : 97) a noté que chez les Lacertiliens les petits individus présentent un degré plus élevé de cuspidation. Il semble qu'il en soit de même chez les Thérocéphales Scaloposauria].
2. Région intertemporale large.
3. Barres sousorbitaires et arcades postorbitaires et zygomatiques faibles.
4. Tendance à l'interruption de l'arcade postorbitaire.
5. Tendance à la saillie des arcades zygomatiques.
6. Tendance à la fermeture d'un palais secondaire de type spécial : à processus vomérins des maxillaires dans le même plan que les processus maxillaires des vomers ; à un stade ultime, ceux-ci émettent latéralement deux lames pinçant les maxillaires.
7. Conservation de deux canines, cannelées, à la mâchoire supérieure.
8. Hétérodontie nette.
9. Dentaire en courbe régulière, sans angulation mentonnière ni goniaque.

Certains de ces caractères (1 et 2) sont communs aux Scaloposauridae et aux Ericiolacertidae, mais ce sont des caractères communs aux formes de petite taille en général et chez les Scaloposauria en particulier. Par contre, les autres caractères montrent une évolution dans un sens différent (6), voire opposé (3, 4, 5, 7 et 8).

Selon cette nouvelle définition, les Scaloposauridae semblent être limités à la zone à *Cistecephalus*. Il est suggéré que les spécimens de la zone à *Lystrosaurus* attribués jusqu'à présent au genre *Scaloposaurus*, uniquement sur la base de caractères externes, soient réétudiés, car il s'agit probablement de formes attribuables soit à *Scalopolacerta* soit à *Ericiolacerta*.

Remerciements

J'ai le plaisir de remercier les personnes qui m'ont aidée au cours de cette étude. En premier lieu, au British Museum (Natural History) où les étapes principales de ce travail ont été accomplies, le Dr. A. J. Charig, Mr. C. Walker, Mrs. A. Milner and Mrs. M. Holloway qui m'ont facilité l'accès aux collections. La délicate préparation du type de *Scaloposaurus* est due aux soins de Mr. R. Croucher et les photographies à ceux de Mr. C. Keats. Préparation et photographies étaient particulièrement difficiles en raison de la petite taille du spécimen. L'accès aux spécimens de comparaison m'a été facilité au South African Museum, Cape Town, par le Dr. J. T. Barry

et le Dr. M. Cluver, au Museum of Zoology de Cambridge par les Drs. F. R. Parrington, K. Joysey et T. Kemp, au National Museum de Bloemfontein par Mr. J. van Heerden et dans la collection Rubidge de Graaff-Reinet par Mr. R. Rubidge et sa famille. Je dois aussi aux chercheurs du Bernard Price Institute for Palaeontological Research l'accès aux collections et d'intéressantes discussions concernant les différentes zones du Beaufort, en particulier aux Drs. S. H. Haughton, A. R. I. Cruickshank et J. W. Kitching. Les dessins finaux sont dus au talent de Mlle J. Crapart. Ce travail a pu être commencé grâce au Pr. J. P. Lehman du Muséum national d'Histoire naturelle et achevé grâce à la compréhension du Dr. John Lewis du Redpath Museum.

Les missions en Afrique du Sud et en Angleterre ont été accomplies grâce à des crédits accordés par le Centre National de la Recherche Scientifique.

SOMMAIRE

Une nouvelle préparation du type de *Scaloposaurus constrictus* a permis de compléter l'étude de régions telles que le palais et la région dentaire et de décrire des régions, inconnues jusqu'à présent, telles que la région otique. Une comparaison avec le spécimen de *Scaloposaurus hoffmani* montre suffisamment de différences entre les deux formes pour que *Scaloposaurus hoffmani* soit enlevé du genre *Scaloposaurus* ; un nouveau nom, *Scalopolacerta* (gen. nov.) *hoffmani*, est proposé pour cette forme. Une liste détaillée de critères différenciant *Scaloposaurus* et *Ericiolacerta*, genres clairement distincts, a pu être établie. En l'état actuel de nos connaissances, il semble également préférable de conserver *Zorillodontops* comme un genre indépendant. Par contre, il est suggéré que *Nanicticephalus* soit considéré comme extrêmement voisin de *Scaloposaurus*, voire peut-être comme synonyme ; cependant, on ne peut parler de synonymie de façon absolument certaine, le palais de *Nanicticephalus* étant inaccessible. Une nouvelle définition de la famille des Scaloposauridae (limitée aux deux genres *Scaloposaurus* et *Nanicticephalus*) est donnée. Les spécimens de la zone à *Lystrosaurus* qui jusqu'à présent étaient attribués au genre *Scaloposaurus* sont, plus probablement, soit des *Scalopolacerta*, soit des *Ericiolacerta*.

SUMMARY

A recent preparation of the type specimen of *Scaloposaurus constrictus* has permitted completion of the study of areas such as the palate and the dental rows and to describe areas unknown until now, such as the otic area. A comparison with the specimen of *Scaloposaurus hoffmani* shows enough differences between the two forms to allow for the removal of *Scaloposaurus hoffmani* from the genus *Scaloposaurus* ; a new name *Scalopolacerta* (gen. nov.) *hoffmani* is suggested for this form ; a detailed list of criteria differentiating *Scaloposaurus* from *Ericiolacerta*, genera clearly distinct, has been established. In the present state of our knowledge, it seems preferable to keep *Zorillodontops* as a separate genus. On the other hand, it is suggested that *Nanicticephalus* is to be considered as extremely close to *Scaloposaurus*, perhaps even synonymous ; however, we cannot be sure of the synonymy, as the palate of *Nanicticephalus* is beyond reach. A new definition of the family Scaloposauridae (limited to the two genera, *Scaloposaurus* and *Nanicticephalus*) is given. The specimens from the *Lystrosaurus* zone which, until recently have been considered as *Scaloposaurus*, are more probably either *Scalopolacerta* or *Ericiolacerta*.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Neupräparierung des Typexemplars von *Scaloposaurus constrictus* hat die vollständige Beschreibung der Gaumenregion und des Gebisses sowie der bisher unbekannten Ohrregion ermöglicht. Ein Vergleich mit Funden von *Scaloposaurus hoffmani* ergibt ausreichend grosse Unter-

schiede, um *Scaloposaurus hoffmani* aus der Gattung *Scaloposaurus* herauszunehmen ; für diese Form wird der neue Name *Scalopolacerta* (gen. nov.) *hoffmani* vorgeschlagen. Eine detaillierte Zusammenstellung der Unterscheidungskriterien von *Scalopolacerta* und *Ericiolacerta* zeigt deutlich, dass beide Gattungen verschieden sind. Beim gegenwärtigen Stand der Untersuchungen ist die Behandlung von *Zorillodontops* als eigener Gattung ebenfalls vorzuziehen. Dagegen wird die Auffassung vertreten, dass *Nanicticephalus* nächstverwandt, möglicherweise synonym mit *Scaloposaurus* ist. Jedoch kann die Synonymie nicht mit absoluter Sicherheit nachgewiesen werden, da die Gaumenregion von *Nanicticephalus* nicht erhalten ist. Die Familie Scaloposauridae (bestehend aus den Gattungen *Scaloposaurus* und *Nanicticephalus*) wurde neu definiert. Funde aus der *Lystrosaurus* Zone, die bisher zur Gattung *Scolaposaurus* gestellt wurden, gehören wahrscheinlich entweder zu *Scalopolacerta* oder *Ericiolacerta*.

SUMARIO

Una reciente preparación del ejemplar tipo de *Scaloposaurus constrictus* ha permitido completar el estudio de áreas tales como el paladar y las líneas dentales y describir áreas hasta ahora desconocidas, como el área ótica. Comparación con el ejemplar de *Scaloposaurus hoffmani* revela suficientes diferencias entre las dos formas, para que se pueda separar *Scaloposaurus hoffmani* del género *Scaloposaurus*. Un nombre nuevo, *Scalopolacerta* (gen. nov.) *hoffmani* se sugiere para esta forma. Una lista detallada de criterios diferenciando los géneros *Scaloposaurus* y *Ericiolacerta*, que son claramente distintos, ha sido establecida. En el presente estado de nuestros conocimientos, es preferible conservar *Zorillodontops* como género separado. Por otra parte, se sugiere que *Nanicticephalus* sea considerado como estrechamente relacionado con *Scaloposaurus*, quizás aún como sinónimo ; sin embargo, no podemos estar seguros de tal sinonimia, ya que el paladar de *Nanicticephalus* es inaccesible. Una nueva definición de la familia Scaloposauridae (limitada a dos géneros, *Scaloposaurus* y *Nanicticephalus*) se da a conocer. Los ejemplares de la zona de *Lystrosaurus*, que hasta recientemente han sido considerados como *Scaloposaurus*, pertenecen, más probablemente, a *Scalopolacerta* o a *Ericiolacerta*.

LITTÉRATURE CITÉE

Boonstra, L. D., 1938. — A contribution to the morphology of the Mammal-like Reptiles of the Suborder Therocephalia. *Ann. S. Afr. Mus.*, **31** : 215-267.

Brink, A. S., 1960. — On some small Therocephalians. *Palaeont. afr.*, Johannesburg, **7** : 155-182.

— 1963. — On *Bauria cynops*. *Palaeont. afr.*, Johannesburg, **8** : 39-56.

— 1965. — A new Ictidosuchid (Scaloposauria) from the *Lystrosaurus*-zone. *Palaeont. afr.*, Johannesburg, **9** : 129-138.

Broom, R., 1910. — A comparison of the Permian Reptiles of North America with those of South Africa. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **28** : 197-234.

— 1915. — On the origin of Mammals. *Phil. Trans. R. Soc.*, (B), **206** : 1-48.

— 1932. — The mammal-like Reptiles of South Africa and the origin of Mammals. Witherby, London.

— 1936. — On some new genera and species of Karroo Fossil Reptiles with notes on some others. *Ann. Tvl. Mus.*, Bloemfontein, **18** : 349-386.

— 1941. — Some New Karroo Reptiles, with notes on a few others. *Ann. Tvl. Mus.*, Bloemfontein, **20** : 193-213.

Cluver, M. A., 1969. — *Zorillodontops*, a new Scaloposaurid from the Karroo. *Ann. S. Afr. Mus.*, **52** : 183-188.

Crompton, A. W., 1955. — A Revision of the Scaloposauridae with special Reference to Kinetism in this Family. *Res. Nat. Mus.*, Bloemfontein, **1** : 175-200.

— 1962. — On the dentition and tooth replacement in two Bauriamorph Reptiles. *Ann. S. Afr. Mus.*, **46** : 231-255.

Edmund, A. G., 1969. — Dentition : 117-200. *In* : Gans, C., Biology of the Reptilia. London-New York, Academic Press, **1**.

Findlay, G. H., 1968. — On the Scaloposaurid skull of *Olivieria parringtoni* Brink, with a note on the origin of hair. *Palaeont. afr.*, **9** : 47-59.

Haughton, S. H., and A. S. Brink, 1954. — A bibliographical list of Reptilia from the Karroo beds of Africa. *Palaeont. afr.*, **2** : 1-187.

Hotton, N., 1955. — A survey of Adaptive Relationships of Dentition to Diet in the North American Iguanidae. *Am. Midl. Nat.*, **53** : 88-114.

Kitching, J. W., 1977. — The Distribution of the Karroo Vertebrate Fauna. *Mem. Bernard Price Inst. for Palaeont. Res.*, Johannesburg, **1** : 1-131.

Lehman, J. P., 1961. — Reptiles Thérapsidés. Bauriamorpha : 245-270. *In* : Piveteau, J., Traité de Paléontologie. Masson et Cie, Paris. T. 6, **1**.

Lydekker, R., 1890. — Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Taylor and Francis, London. Pt. 4. Containing the Orders Anomodontia, Ecaudata, Caudata and Labyrinthodontia and suppl. : 1-295.

Mendrez, Ch. H., 1972*a*. — On the skull of *Regisaurus jacobi*, a new genus and species of Bauriamorpha Watson et Romer 1956 (= Scaloposauria Boonstra 1953), from the *Lystrosaurus*-zone of South Africa. *In* : Joysey, K. A., and Kemp, T. S., Studies in Vertebrate Evolution. Oliver and Boyd, Edinburgh : 191-212.

— 1972*b*. — On *Cyrbasiodon boyçei*, Broom ,1931 (Cynodontia, Procynosuchidae), from South Africa. *Palaeont. afr.*, **14** : 51-69.

— 1973-75. — Principales variations du palais chez les Thérocéphales sud-africains (Pristerosauria et Scaloposauria) au cours du Permien supérieur et du Trias inférieur : 379-408. *In* : Colloq. intern. CNRS, nº 218 (Paris, 1973). Problèmes actuels de Paléontologie. — Évolution des Vertébrés. CNRS, Paris.

Mendrez-Carroll, Ch. H. — Principales variations de l'épiptérygoïde et ses relations avec les os du palais et de l'endocrâne chez les Thérocéphales sud-africains (Pristerosauria et Scaloposauria) au cours du Permien supérieur et du Trias inférieur. (En cours de publication.)

Owen, R., 1876. — Descriptive and illustrated catalogue of the Fossil Reptilia of South Africa in the collection of the British Museum. London, Taylor and Francis.

Romer, A. S., and L. W. Price, 1940. — Review of the Pelycosauria. *Spec. Pap. geol. Soc. Am.*, **28** : 1-538.

Seeley, H. G., 1895. — Researches on the structure, organization and classification of the fossil Reptilia. Pt. 9, section 1. On the Therosuchia. *Phil. Trans. R. Soc.* (B), **185** : 987-1018.

Sigogneau, D., 1963. — Note sur une nouvelle espèce de Scaloposauridae. *Palaeont. afr.*, **8** : 13-37.

Watson, D. M. S., 1931. — On the Skeleton of a Bauriamorph Reptile. *Proc. zool. Soc., Lond.* : 1163-1205.

Watson, D. M. S., and A. S. Romer, 1956. — A Classification of Therapsid Reptiles. *Bull. Mus. comp. Zool.*, Harv., **114** (2) : 37-89.

Manuscrit déposé le 6 février 1979.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section C, nº 3 : 203-243.

Apatotheria (Mammalia) de l'Éocène inférieur de France et de Belgique

par D. E. Russell, M. Godinot, P. Louis et D. E. Savage *

Résumé. — Afin d'établir une base de comparaison pour les Apatémyidés, les formes d'Amérique du Nord sont brièvement passées en revue : il apparaît que l'espèce « *Labidolemur* » *kayi* du Paléocène s'accorde aussi mal avec les autres espèces du genre *Labidolemur* qu'avec celles d'*Apatemys*. Le type de « *Labidolemur* » *major* est ici attribué au genre *Jepsenella*, et la molaire supérieure rapportée à cette espèce n'est pas apatémyide. Les espèces d'*Apatemys* sont seulement discutées, non révisées : les problèmes sont trop vastes et sortent du sujet principal de cet article. Au contraire, tout le matériel connu d'Apatémyidés de l'Éocène inférieur d'Europe est décrit ou révisé. *Eochiromys landenensis* est considéré comme valable, mais à Dormaal se trouve également une nouvelle espèce d'*Apatemys*, *A. teilhardi*, ainsi qu'une troisième forme, non nommée. Deux autres nouvelles espèces du Bassin de Paris, *Apatemys mutiniacus* et *A. sigogneaui*, sont décrites. Enfin le premier représentant de la lignée d'*Heterohyus* est reconnu dans la faune de Mutigny ; ce genre se diversifie rapidement dans les niveaux supérieurs. Cette étude montre donc l'épanouissement des Apatémyidés en Europe dès le début de l'Éocène.

Abstract. — In order to establish a comparative base for the European forms, the Apatemyidae of North America are revised. The Paleocene species, « *Labidolemur* » *kayi* fits as poorly in *Labidolemur* as it does in *Apatemys*. « *Labidolemur* » *major* is attributed to the genus *Jepsenella* ; the upper molar referred to this species is not apatemyid. Limiting ourselves to a discussion of the species of *Apatemys*, no attempt to revise them was made ; the problems are too great and the subject exceeds the limits of this article. All the known apatemyid material of the European early Eocene is described or revised. *Eochiromys landenensis* is valid, but a new species of *Apatemys*, *A. teilhardi*, occurs with it at Dormaal, as well as an unnamed third form. Two other new species, *Apatemys mutiniacus* and *A. sigogneaui* are described. The first representative of the *Heterohyus* lineage is recognized in the Mutigny fauna ; this genus diversifies rapidly in higher levels. The explosive expansion of the Apatemyidae in Europe is shown to have taken place with the opening of the Eocene.

Introduction

Les Apatotheria forment un groupe de petits Mammifères éteints caractérisés par une dent incisiforme inférieure relativement énorme et par des molaires relativement petites ; celles-ci ont, en outre, une morphologie bien particulière avec un talonide simple, large et arrondi, et un trigonide souvent allongé transversalement où les tubercules et

* D. E. Russell et M. Godinot : *Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, Paris.*
P. Louis : *Chemin du Petit-Guyencourt, Cormicy (Marne).*
D.E. Savage : *Museum of Paleontology, University of California, Berkeley, USA.*

les crêtes dessinent un parallélogramme ; par ailleurs, il existe fréquemment un quatrième tubercule à l'extrémité antérolabiale du trigonide. A partir de l'Éocène inférieur, les molaires supérieures tendent à présenter un contour subcarré.

En ce qui concerne la grande dent proclive située à l'extrémité antérieure de la mandibule, McKenna (*comm. pers. in* West, 1972), à la lumière d'un matériel inédit, la considère comme une canine ; il fut suivi en cela par West. Pourtant, Gingerich (1976) estime que cette identification, résultant d'une appréciation nouvelle des homologies dentaires, exigerait des définitions également nouvelles avant d'être acceptée ; il maintient donc l'interprétation originelle. Comme lui, nous nous en tenons au sens classique des termes incisive, canine, prémolaire et molaire et, en conséquence, nous considérons la grande dent antérieure de la mandibule comme une incisive.

Les Apatémyidés sont représentés en Amérique du Nord par des formes abondantes et variées : les genres *Jepsenella* et *Labidolemur* sont connus dans le Paléocène, *Apatemys* s'étend à travers tout l'Éocène après avoir débuté peut-être dès le Paléocène tardif ; *Teilhardella* a vécu durant le Wasatchien (Éocène inférieur) et *Stehlinella* à la fin de l'Éocène, mais la validité de ces deux genres a été remise en question par quelques chercheurs ; enfin, *Sinclairella*, le dernier du groupe, a été trouvé dans des couches de l'Oligocène inférieur et moyen.

En Europe au contraire, les Apatémyidés étaient jusqu'ici limités au genre *Eochiromys*, pour l'Éocène inférieur, et au genre *Heterohyus*, pour le reste de l'Éocène et de l'Oligocène inférieur. Pourtant, la connaissance des Apatémyidés européens a précédé les découvertes faites dans le Nouveau Monde : Gervais a discuté *Heterohyus* une vingtaine d'années avant que Marsh ne décrive les espèces d'*Apatemys*. Mais les relations de ces genres entre eux sont restées ignorées, des deux côtés de l'Atlantique, jusqu'à la fin des années vingt, et les genres ont connu une histoire systématique agitée au cours de laquelle ils furent considérés comme affines soit aux Ongulés suiformes, soit aux Rongeurs, aux Taeniodontes ou aux Tillodontes, soit aux Condylarthres, aux Insectivores soricides ou mixodectides, enfin aux Primates chiromyides, microchoerides, tarsioïdes ou plésiadapides. Les opinions les plus généralement acceptées soutenaient leur parenté avec les Primates ou les Insectivores, cette dernière hypothèse prévalant dans les années récentes. Scott et Jepsen (1936) suggérèrent pour ces animaux un statut ordinal, avec le nom d'Apatotheria ; Butler (1972) estime que cette position n'était pas sans valeur, et Sigé (1975), plus affirmatif, l'adopte formellement. Un historique très complet des Apatémyidés a été fait par McKenna (1963).

Abréviations

AMNH : American Museum of Natural History ; AV : Avenay ; BCHS : Bouxwiller ; Bn : collection Braillon ; CGH-D : collection Crochard-Girardot-Herman de Dormaal ; CTM, D, LTM : Institut royal d'Histoire naturelle de Bruxelles ; Cui : Cuis ; De : collection Dégremont ; Do : collection Gigase (Dormaal) ; Gr : Grauves ; L : collection Louis ; MCZ : Museum of Comparative Zoology of Harvard (Cambridge) ; Mu ou Mut : Mutigny ; Py : Pourcy ; RI : Rians ; UC : Université de Californie (Berkeley) ; USNM : United States National Museum (Washington) ; YPM : Yale Peabody Museum (New Haven).

Les fossiles ayant seulement des initiales de localité et un numéro appartiennent au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

LES APATÉMYIDÉS D'AMÉRIQUE DU NORD

Avant d'envisager les échantillons européens, nous examinerons brièvement les formes connues en Amérique du Nord, où l'évolution du groupe est mieux connue et où nous devons nous attendre à trouver des espèces étroitement apparentées au matériel nouvellement découvert en Europe.

L'Apatémyidé le plus ancien, *Jepsenella* (avec l'espèce *praepropera* Simpson, 1940), du Paléocène moyen du Montana, est accepté presque unanimement comme un genre valide ; seul West (1973*a* : 39) mit en doute sa validité, en suggérant une synonymie avec *Labidolemur.* Cette opinion se fondait essentiellement sur la similitude de la série antémolaire inférieure des deux formes (formule dentaire, dessin des racines, configuration et taille des couronnes). Cependant, McKenna (1963 : 14), dans sa diagnose émendée de *Jepsenella praepropera,* avait insisté sur les différences de cette espèce avec *Labidolemur soricoides*, telles que l'élévation plus forte du trigonide, la brièveté de la racine de la canine, la décroissance de taille de M_1 à M_3, l'absence (pas tout à fait totale sur M_1) du quatrième cuspule (antéro-labial) du trigonide, la plus forte acuité des encoches séparant le protoconide et le métaconide des molaires inférieures (80° contre 100° chez *L. soricoides*). Nous suivons McKenna en considérant que ces différences justifient la distinction générique entre *Jepsenella* et *Labidolemur.* En fait, non seulement les trigonides sont différents, mais les talonides le sont également (par exemple, en vue occlusale, contour plus anguleux chez *Jepsenella*) ; la ressemblance des dentures antémolaires ne surclasse pas les divergences considérables affectant la morphologie des molaires.

Rapporter à un Apatémyidé les molaires supérieures provenant d'une localité du Paléocène moyen du Wyoming et attribuées à *Jepsenella* par Szalay (1968) requiert une certaine agilité d'esprit. En effet les transformations nécessaires pour passer des molaires supérieures figurées par cet auteur aux dents trouvées même dans le Wasatchien précoce, sont radicales. Il serait plus facile au premier abord d'admettre que ces molaires dérivent de, ou sont reliées à celles des palaeoryctides (comme le suggère aussi Szalay) que de les considérer comme apatémyides ; cependant, un examen détaillé de leurs caractères n'exclut pas leur inclusion dans ce dernier groupe.

Labidolemur soricoides, espèce-type du genre, fut créée par Matthew et Granger (1921). Simpson (1929) en étendit la diagnose en l'émendant quelque peu, après avoir revu le matériel-type, et rapporta une nouvelle espèce, *kayi*, à *Labidolemur.* Plus tard, en 1935, dans sa révision de la faune de Tiffany, le même auteur donna une troisième diagnose beaucoup plus modifiée du genre, tout en reconnaissant que celui-ci était difficile à définir et que sa distinction d'avec *Eochiromys* et *Teilhardella* n'était pas claire. L'espèce *L. soricoides* reçut elle aussi une nouvelle diagnose. En 1963, McKenna présenta une quatrième diagnose de *L. soricoides,* accompagnée d'une description très détaillée. Mais il fut gêné par l'état du matériel-type, qui ne comporte que la canine, P_3 et M_1. West (1973*a*), bénéficiant de la collection de Princeton nouvellement accessible, fut en mesure de décrire plus complètement la denture inférieure de cette espèce, en particulier P_2 et P_4, et montra la variabilité des détails de la canine. Ce matériel comportait aussi trois M_1, qualifiées d'iden-

tiques à celles du type, deux M_2 et deux M_3. Malheureusement, ces dernières dents, dont on n'avait jusqu'ici aucun exemplaire, ne furent ni figurées ni décrites ; seules leurs dimensions furent données. D'après celles-ci, M_1 serait à peu près aussi longue que M_2 et plus courte que M_3.

En ce qui concerne l'espèce *kayi* (de Bear Creek, Clarkforkien), Jepsen (1934) fit remarquer qu'elle différait en effet de *Labidolemur soricoides*, mais que le matériel disponible ne permettait pas d'établir une distinction générique précise. Cependant McKenna (1960) franchit le pas et sortit l'espèce *kayi* du genre *Labidolemur* pour la placer dans le genre *Apatemys*, principalement en raison de sa ressemblance avec un échantillon de la faune de Four Mile (UC 44784), mais aussi avec les Apatémyidés bridgériens, dont l'espèce-type d'*Apatemys*, *A. bellus*. Il admettait que *A.* (« *L* ») *kayi* se différenciait d'*Apatemys bellus* par la brièveté du talonide de M_3 (celui-ci est typiquement plus allongé chez les Apatémyidés éocènes), mais il refusa cependant d'accorder à cette différence une importance générique.

West (1973*a*) accepta le rapprochement fait par McKenna. A notre avis pourtant, ce rapprochement reste discutable. En effet, l'espèce *kayi* se distingue de celles d'*Apatemys* à de nombreux égards : M_3 y est plus courte que M_1, tandis que les proportions sont inverses chez *Apatemys* ; le trigonide de M_1 est plus allongé antéro-postérieurement qu'il ne l'est habituellement chez *Apatemys* ; l'angle formé en vue postérieure par les deux côtés adjacents du protoconide et du métaconide est plus ouvert (120°) que chez *Apatemus* où des valeurs de 90°-100° sont la règle. Un facteur décisif serait peut-être la formule dentaire, qui, chez les Apatémyidés paléocènes, est de 0 — 1 — 3 — 3, tandis qu'elle est, chez *Apatemys*, 0 — 1 — 2 — 3 ; mais le matériel rapporté à *kayi* ne permet pas de connaître cette formule, ni même le nombre exact de prémolaires. Nous avons observé, cependant, dans les taxa qui subissent une réduction du nombre des prémolaires, que la présence ou l'absence d'une unité n'est généralement pas diagnostique.

Il n'en reste pas moins que les caractères qui différencient l'espèce *kayi* de *Labidolemur soricoides* sont eux aussi d'importance : citons l'existence de deux trous mentonniers principaux (contre un dans l'espèce paléocène), la présence d'une fosse profonde au-dessous de P_4 (absente chez les formes paléocènes), l'uniradiculie de P_4 (dent biradiculée chez les Apatémyidés paléocènes), la plus grande ouverture angulaire de l'incisure protoconide-métaconide, la longueur antéro-postérieure beaucoup plus grande du trigonide de M_1 et sa forme plus pointue antérieurement, enfin son étroitesse par rapport au talonide (le rapport est inverse chez les espèces paléocènes).

La liste précédente montre à l'évidence que l'espèce *kayi* diffère de façon appréciable de ses prédécesseurs paléocènes ; mais des caractères tels que la présence d'une fosse sous P_4, de deux trous mentonniers et l'uniradiculie de P_4 n'indiquent pas nécessairement une affinité avec *Apatemys* puisqu'on trouve aussi dans ce genre les mêmes particularités que chez les formes paléocènes. La brièveté de M_3 et la forte courbure linguale des molaires sont peut-être plus significatives. En résumé, il convient de souligner la fragilité des relations entre « *L.* » *kayi* et *Apatemys*, tout en reconnaissant que son classement à l'intérieur du genre *Labidolemur* est également suspecte.

A propos de *Labidolemur*, il faut mentionner l'espèce *major*, créée par West (1972) et rapportée à ce genre à la suite d'une comparaison des échantillons de *Jepsenella praepropera* (Torréjonien) provenant de Rock Bench Quarry, et de *Labidolemur soricoides*

(Tiffanien précoce) provenant de Cedar Point Quarry. Il est difficile de comprendre pourquoi l'auteur a préféré cette attribution à celle de *Jepsenella*. Il est vrai que *Jepsenella* et *Labidolemur* se ressemblent beaucoup, au moins en ce qui concerne la morphologie de la série antémolaire, à laquelle West attache une importance particulière, ainsi qu'à la formule dentaire. En revanche, cet auteur n'a pas prêté, nous semble-t-il, une attention suffisante aux caractères des molaires, certainement aussi importants, puisque bien différents dans les deux cas. Pour en revenir à *L. major*, la hauteur du trigonide du spécimen-type (et unique spécimen) est moindre que chez *Jepsenella praepropera*, mais elle est nettement supérieure à celle de *Labidolemur soricoides* ; l'angle séparant le protoconide et le métaconide est plus proche de celui observé chez *Jepsenella praepropera* que de celui de *Labidolemur soricoides* ; la courbure linguale des molaires évoque celle de *Jepsenella praepropera*, étant plus accusée que celle observée sur la M_1 de *Labidolemur* ; M_3 est plus courte que M_1, comme chez *Jepsenella praepropera* et contrairement à la condition existant chez *Labidolemur soricoides*. Ces considérations nous conduisent à penser que le classement de l'espèce *major* dans le genre *Jepsenella* serait plus en harmonie avec les faits.

West (1972) enfin rapporta à son espèce *major* une molaire supérieure, tout en avouant qu'un certain doute persistait sur cette attribution. A notre avis, l'absence de méplat labial, d'un paraconule et d'un hypocône, et la position plus postérieure du protocône qui présente ainsi en vue linguale deux faces plus symétriques, rendent le rapprochement de cette dent avec un Apatémyidé, quel qu'il soit, extrêmement douteux.

Le genre *Apatemys*, avec les espèces bridgériennes *A. bellus* et *A. bellulus*, fut créé par Marsh (1872). La distinction de l'une et de l'autre espèce se fondait principalement sur la taille plus petite de *bellulus* et la réduction de sa P_4. McKenna (1960) mit l'accent sur l'importance de ce dernier trait, et lui ajouta le développement d'une fosse au-dessous de P_4, ainsi que la disposition des trous mentonniers ; ce qui l'amena à créer deux groupes, dont l'un était caractérisé par une P_4 réduite et uniradiculée, une fosse profonde au-dessous de P_4 et deux trous mentonniers principaux, tandis que l'autre (comprenant *A. bellus*) se distinguait par une P_4 non réduite, semi-molariforme, biradiculée, une fosse faible ou absente, et un seul trou mentonnier principal. Les chercheurs ont depuis souligné l'inconsistance de cette division.

Dans sa révision des Apatémyidés alors connus de l'Éocène moyen et supérieur d'Amérique du Nord, Gazin (1958) fournit une nouvelle description d'*A. bellus* (espèce-type du genre), *A. bellulus* et *A. rodens*. Il créa, en outre, une nouvelle espèce, *A. downsi*, pour une mandibule de l'Éocène tardif de Californie. Bien que cette espèce soit plus jeune, et géographiquement distante d'*A. rodens*, elle n'en fut pas clairement distinguée ; seule fut invoquée sa taille un peu supérieure. La validité d'*A. downsi* est donc douteuse.

Robinson (1966*b*) proposa à son tour une nouvelle espèce d'*Apatemys*, *A. hendryi*, « différenciée par sa seule taille », l'auteur estimant que la morphologie des dents des Apatémyidés était variable pour une taille donnée. La M_3 type d'*A. hendryi* (de l'Éocène tardif) est assurément petite (et probablement distincte de sa contemporaine *A. downsi*), mais Robinson rapporta curieusement à son espèce une M_3 de même taille que celle d'*A. chardini* (Wasatchien) ainsi que d'autres de dimensions identiques aux dents de l'espèce bridgérienne *A. bellulus*. Il semble donc bien qu'on puisse pressentir un mélange de taxa à l'intérieur de l'espèce *A. hendryi*.

Il est presque impossible, actuellement, de démêler les espèces valides d'*Apatemys*.

Cette constatation ressort nettement de la révision de West (1973*b*), qui réunit neuf espèces sous une seule dénomination.

Krishtalka *et al.* (1975) repoussent cette proposition et retiennent au contraire toutes les espèces d'*Apatemys* « jusqu'à preuve plus satisfaisante de leur synonymie ». La vérité se trouve sans doute entre ces deux extrêmes [1].

Le genre de l'Éocène précoce, *Teilhardella* Jepsen, 1930, ne fut jamais officiellement distingué d'*Apatemys* et, après la parution de plusieurs articles laissant soupçonner une synonymie entre eux (Simpson, 1954 ; McKenna, 1960, 1963), Guthrie (1967) déclara que ce genre ne pouvait en fait être distingué d'*Apatemys* ; son opinion selon laquelle *Teilhardella whitakeri* Simpson, 1954, était identique à *Apatemys hurzeleri* Gazin, 1962, le conduisit à prendre cette décision. Il fut suivi en cela par Delson (1971) qui rapporta ultérieurement des échantillons à *Apatemys chardini* (espèce-type de « *Teilhardella* ») et à *A. whitakeri.*

Stehlinella Matthew, 1929, est considéré ici comme un genre valide. Cette validité avait pourtant été mise en doute par Gazin (1955 : 90) qui le considérait comme à peine distinct d'*Apatemys*, mais le retint toutefois sur la base de ses molaires inférieures, la réduction plus forte du trigonide de M_1 et l'allongement plus marqué du talonide de M_1 et M_2 le distinguant des espèces bridgériennes. Son âge tardif fut considéré comme appuyant cette distinction générique. West (1973*b*), dans sa révision radicale de la famille, épargne l'espèce *uintensis* (seule espèce attribuée à *Stehlinella*), mais lui refusa un statut générique et la considéra comme la seconde espèce valide du genre *Apatemys*, prenant en considération, dans sa nouvelle diagnose, la taille de l'individu, la taille de P_4, la forme de l'ectoflexus des molaires supérieures et la taille de l'hypocône. Puisque, dans le même article (p. 12), West avait dénié à la taille des molaires une valeur spécifique et montré (p. 8 à 11) que la taille de P_4 est trop variable pour être utilisée taxonomiquement, sa distinction ne repose donc plus que sur deux caractères des molaires supérieures : la « petite taille de l'ectoflexus » (ce qui sans doute signifie que la profondeur et l'accentuation de l'ectoflexus y sont moindres que chez *Apatemys*) semble être en effet un caractère valable ; bien que la M_2 de AMNH 1903 (spécimen-type de *S. uintensis*) soit maintenant brisée transversalement, on peut vérifier ce fait sur la figuration de Matthew (1921, fig. 2) ainsi que sur la M^1. Quant au deuxième caractère, le développement de l'hypocône, la dent considérée comme la M^1 de *Stehlinella* est très prémolariforme, en ce que le protocône y est pincé à l'avant et à l'arrière et qu'elle ne montre pratiquement aucun développement de l'hypocône. L'hypocône reste également faible sur M^2, bien que West le décrive sur ces deux dents comme plus grand que chez ce qu'il appelle *Apatemys bellus*. Pourtant, il ne nous semble pas que ce tubercule soit plus développé que sur les molaires supérieures des *Apatemys* bridgériens. De toutes façons, si « l'acquisition progressive d'une forme carrée » (West, 1973*b* : 18), résultant principalement du développement de l'hypocône, est une tendance évolutive des molaires supérieures des Apatémyidés, alors *Stehlinella* y a échappé.

Nous estimons pourtant que les dents jugales supérieures et inférieures d'*Apatemys* et *Stehlinella* peuvent être aisément distinguées et qu'il convient de retenir *Stehlinella uintensis* comme un genre et une espèce valides. Les caractères de ce taxon, que nous

1. Nous signalons, à propos d'échantillons sortant des normes d'*Apatemys*, que les molaires supérieures du maxillaire AMNH 48999 (inédit) ne correspondent pas à notre idée du genre *Apatemys*.

regardons comme diagnostiques, sont : la situation labiale du paraconide (considéré ici comme le tubercule antéro-lingual du trigonide malgré le doute exprimé par Robinson (1966) sur l'identité de ce tubercule), le profil particulièrement convexe, en vue occlusale, du bord lingual des molaires inférieures, le paraconide n'étant pas situé directement en avant du métaconide, comme c'est souvent le cas sur les M_2 et M_3 d'*Apatemys*, mais se trouvant décalé vers le côté labial de la dent. Ces caractères, tout en étant évidents sur les M_1 et M_2 (bien que M_1 soit endommagée à l'avant), sont plus particulièrement frappants sur M_3. Enfin, la forme non quadrangulaire des molaires supérieures, combinée avec la faible profondeur de leur ectoflexus, les rend génériquement distinctes d'*Apatemys*.

D'autre part, la courbure de l'incisive inférieure était considérée comme distinctive de *Stehlinella* (voir fig. 3), mais West a attribué à cette espèce des échantillons provenant de Californie qui montrent une courbure de l'incisive moindre que celle du type, AMNH 1903. Il ressort de ces considérations qu'aucun échantillon autre que l'échantillon-type ne peut être actuellement rapporté avec certitude à *Stehlinella uintensis* [1].

Sinclairella est suffisamment différent de tous les autres genres d'Apatémyidés d'Amérique du Nord pour que même West ait retenu sa distinction. Les caractères génériques et spécifiques cités par cet auteur comprennent sa grande taille, la dimension minuscule de P_4, la grande réduction du paraconide des molaires inférieures, l'allongement de la M_3 et l'expansion de son hypoconulide, la longueur de la série molaire environ quatre fois supérieure à celle de la série prémolaire, la tendance à la forme subcarrée des molaires supérieures par élimination virtuelle de l'ectoflexus et accentuation de l'hypocône, la présence d'un unique trou mentonnier situé sous la racine postérieure de M_1 et celle d'une petite fosse sur le côté labial du dentaire en dessous de P_4, enfin son âge, oligocène inférieur et moyen.

West a cru reconnaître *Sinclairella* en Europe, mais nous verrons, au chapitre d'*Heterohyus*, que la probabilité est faible.

Cette revue nous a montré que quelques-uns des Apatémyidés nord-américains (*Jepsenella*, *Labidolemur*, *Stehlinella* et *Sinclairella*) se détachent nettement et ne posent pas de gros problèmes. Plus discutable est le statut taxonomique des divers *Apatemys*. Ce n'est pas notre propos de réviser ici les espèces nord-américaines de ce genre, mais l'incertitude qui plane sur la validité de la plupart d'entre elles rend plus délicate notre évaluation des espèces européennes.

1. McKenna (1963 : 17) considérait la courbure linguale très particulière des molaires inférieures comme typique des Apatémyidés évolués aussi bien que de *Jepsenella* du Paléocène. Un examen de ce groupe (il est vrai non exhaustif) nous a révélé que cette courbure, telle qu'on l'observe chez *Jepsenella* est loin d'être typique des Apatémyidés éocènes. C'est ainsi qu'elle est très accusée chez *Stehlinella*, ainsi que sur le spécimen étrange et non encore décrit YPM 23476, dans l'espèce *major* (rapportée par West au genre *Labidolemur* et par nous à *Jepsenella*) et chez *kayi*. En fait, elle est rarement aussi importante sur les spécimens d'*Apatemys* éocènes (des échantillons de Bitter-Creek — et probablement quelques autres — faisant exception).

LES APATÉMYIDÉS D'EUROPE

Genre **APATEMYS** Marsh, 1872

Apatemys teilhardi n. sp.

Eochiromys landenensis Teilhard de Chardin, 1927 : 14 *(pro parte).*
Plesiadapis orsmaelensis Teilhard de Chardin, 1927 : 13.

Spécimen-type : LTM 1322 (fig. 10b, Teilhard de Chardin, 1927), mandibule gauche, édentée, avec les alvéoles de l'incisive à M_3.

Matériel attribué : D 066, mandibule gauche avec M_1, les racines de M_2 et les alvéoles de M_3 ; D 068, mandibule gauche avec l'incisive et les alvéoles de M_1 à M_3 ; DO-69, mandibule gauche édentée avec les alvéoles de l'incisive à M_3 ; CGH-D 285, mandibule droite édentée avec les alvéoles de P_4 à M_3 ; CTM 1421, CL 397, CL 480, CL 593, DO-71, DO-73, DO-520, incisives inférieures droites ; CL 516, DO-70, DO-74, DO-441, DO-504, DO-685, CGH-D 303, incisives inférieures gauches ; D 070, M_1 gauche ; D 071, M_1 droite et CTM 1433, M_2 gauche (figurées par Teilhard : 15) ; DO-81, WL 109, WL 1031, CGH-D 249, incisives supérieures gauches ; DO-78, CL 536, WL 1036, CGH-D 378, incisives supérieures droites ; CTM 1323 et CTM 1432, M^1 droites.

Provenance et âge : Dormaal (ou Orsmael) dans le Brabant, Belgique, Landénien continental (base du Sparnacien).

Diagnose : Bord lingual des molaires inférieures rectiligne. Angle antéro-labial du trigonide pouvant être beaucoup plus ventral que l'incisure entre le paraconide et le métaconide. Protoconide à fort renflement antéro-lingual. Trigonide de M_1 long et fortement rétréci antérieurement. Entoconide séparé du métaconide par une dépression en U assez large, et soudé sur presque toute sa hauteur à la crête postérieure du talonide.

Description complémentaire

La mandibule présente une fosse profonde au-dessous de P_4 et de la partie antérieure de M_1 ; cette fosse présente même une ouverture sur l'alvéole de M_1 sur DO-69, peut-être déjà formée du vivant de l'animal. Des deux trous mentonniers, rapprochés, le plus postérieur est le plus grand. La formule dentaire inférieure est 0 — 1 — 2 — 3 (P_3 est absente). M_3 est plus longue que M_1. Un très faible « 4e tubercule » est discernable sur l'une des M_1 (D 070). Les M^1 ont un hypocône crestiforme, un lobe hypoconal peu développé et pas de méplat labial ; le bassin du trigone est fermé postérieurement par une crête orientée vers le sommet du métacône mais qui s'interrompt avant de l'atteindre.

Des incisives supérieures sont attribuées provisoirement à cette espèce. Il n'a pas été possible de les séparer en deux catégories correspondant à I^1 et I^2 (voir plus loin *A. mutiniacus* n. sp.). Leur racine est à peu près rectiligne ; leur couronne, entièrement couverte d'émail, est un peu plus large que la racine quand le troisième tubercule n'est pas usé (WL 109, WL 1031, « *Plesiadapis orsmaelensis* » de Teilhard de Chardin, fig. 9C). Les deux pointes principales saillent en direction occlusale et sont séparées par une concavité. La face médiane est plane, la face labiale bombée. Le tubercule accessoire est situé sur le bord antérieur de la face médiane, en retrait par rapport à l'extrémité. Sur certaines dents, l'usure a effacé le 3e tubercule ; l'extrémité de la racine peut être endommagée, faisant ressortir le bombement antérieur de la couronne (CGH-D 378, WL 1036, « *P. orsmaelensis* », pl. III, fig. 1 à 3).

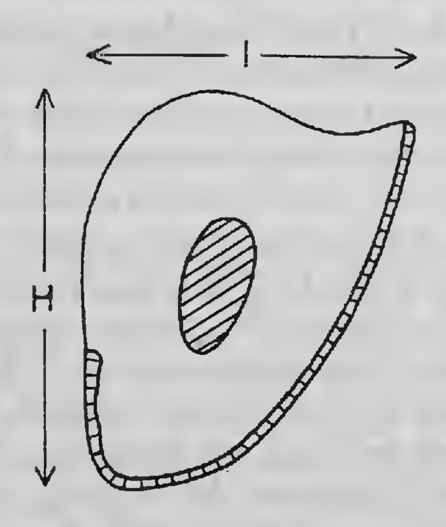


Fig. 1. — Coupe d'une incisive inférieure d'*Apatemys teilhardi* montrant comment ont été prises les mesures de la largeur et de la hauteur. La répartition de l'émail est figurée schématiquement (d'après DO 441 ; × 32).

Pour les incisives inférieures, il est très difficile de conclure avec certitude à la présence ou à l'absence d'émail sur leur face occlusale. Quand ces dents sont usées, il n'y en a plus du tout. Mais sur certaines incisives non usées et dont la pointe est cassée (DO-74, DO-441, DO-685), on voit, sur la section, que l'émail recouvre la face labiale jusqu'en haut de la crête et ne remonte sur la face médiane que sur une faible hauteur (fig. 1). L'examen en lumière ultra-violette confirme cette répartition. L'observation de cette face médiane montre souvent une bande d'émail dont la limite est nette à la base de la couronne (amincissement postérieur) mais s'estompe vers la pointe : usure ou amincissement ? Cette limite, généralement anguleuse, peut se redresser assez vite jusqu'à la face supérieure ; la pointe de la dent est alors entièrement couverte d'émail (DO-520, CL 516, D 068). Mais cette limite peut aussi être très inclinée et orientée vers la pointe, confirmant l'absence d'émail sur la plus grande partie de la face occlusale (CL 480, CL 493, DO-504). Sur aucune des dents cette limite ne forme un angle aigu comme chez *Labidolemur soricoides* (McKenna, 1963). En définitive, la présence d'émail sur la face occlusale des incisives semble irrégulière, indiquant peut-être que l'espèce est en train de le perdre. Qui plus est, un spécimen d'*Apatemys* de Bitter Creek (Wyoming) montre une incisive entièrement couverte d'émail ;

ce genre n'est donc plus caractérisé par une incisive émaillée seulement sur la face inférieure (Teilhard, 1927 : 15). On ne peut donc plus prendre comme caractère générique le recouvrement total ou partiel de la couronne. Sur les incisives non usées, on peut voir que l'émail est à peine rugueux et que la crête labiale est lisse, avec de très petites irrégularités dans la partie large (DO-504). La couronne est courbée, assez fortement vers la pointe et peu vers la base, la racine ne l'est pas du tout. Les mesures ont été prises au niveau de la largeur maximale de la couronne en vue occlusale (fig. 1).

Discussion

Parmi les fossiles de Dormaal décrits par Teilhard de Chardin en 1927, comme *Eochiromys landenensis*, il nous a été possible, grâce au matériel nouveau mis à jour depuis, de distinguer deux formes assez différentes. L'une est peut-être suffisamment originale pour représenter un genre particulier ; nous gardons pour elle le nom *Eochiromys landenensis*, et lui donnons comme type la mandibule fragmentaire CTM 1419, figurée par Teilhard p. 14, fig. 10-a et pl. III, fig. 12, 12-a. Son étude est présentée plus loin. Pour l'autre espèce, *Apatemys teilhardi*, étudiée ici, nous avons choisi comme type la mandibule LTM 1322, figurée par Teilhard p. 14, fig. 10-b et pl. III, fig. 10, 10-a.

Cette espèce se distingue facilement des genres nord-américains qui, par leur âge et leur morphologie, constituent les formes extrêmes de la famille, *Jepsenella*, *Stehlinella* et *Sinclairella*. Elle diffère en outre de *Labidolemur* (c'est-à-dire de la seule espèce, *L. soricoides*) par la présence d'une fosse profonde au-dessous de P_4 et de M_1, par l'absence de P_3, par l'uniradiculie de P_4, et par l'étroitesse du trigonide de M_1 par rapport au talonide. Puisque tous ces caractères se trouvent également chez *Apatemys* (considéré ici comme incluant, au moins provisoirement, *A. bellus*, *A. bellulus*, *A. rodens*, *A. chardini*, *A. whitakeri*, *A. hendryi*, *A. downsi* et *A. ? kayi*), nous attribuons cette nouvelle espèce à ce genre.

Un caractère qui distingue cette espèce de tous les autres Apatémyidés et commun aux deux M_1 (D 070 et D 071) et à la M_2 (CTM 1433), est la position ventrale de l'angle antéro-labial du trigonide. En effet, quand on regarde ces dents obliquement (antéro-lingualement) de façon à ce que cet angle et l'incisure entre le paraconide et le métaconide soient visibles en même temps, on constate que cet angle s'étend considérablement en dessous du niveau de la seconde. Or, chez toutes les espèces nord-américaines examinées (comme d'ailleurs toutes celles d'Europe), cet angle se situe à peu près au même niveau que l'incisure ou seulement légèrement plus bas. Ici, bien qu'une faible crête souligne le côté antérieur de cet angle antéro-labial, il n'y a qu'un faible développement de tubercule sur la seule D 070.

En outre, *A. teilhardi* se différencie des espèces européennes d'*Apatemys* par ses molaires inférieures ; citons la forme plus conique du paraconide, la présence d'un renflement allongé particulièrement bien développé (sur la M_2 il est même visible en vue postérieure), qui s'étend obliquement depuis l'apex du protoconide vers l'incisure entre le métaconide et le paraconide. Le bord lingual du talonide est très bas entre l'entoconide et le métaconide et l'entoconide se situe assez loin derrière ce dernier, ce qui fait qu'il n'y a pas d'incisure.

Certains des caractères présentés par les M_1 ou M_2 attribuées à *Apatemys teilhardi*,

tels que la hauteur labiale du talonide, la position reculée de l'entoconide, se retrouvent chez *Heterohyus* ; sont-ils hérités d'un ancêtre commun ?

Les incisives attribuées à *A. teilhardi*, bien que lisses et ne portant pas les tubercules observés sur les incisives d'*A. mutiniacus* n. sp. (voir p. 214) ressemblent davantage, par leur courbure, à celles d'*Apatemys* qu'à celles d'*Heterohyus*. Il est même probable que ce type d'incisive, à racine implantée parallèlement à la série dentaire, à couronne élargie et s'étendant longuement en avant de la mandibule, représente une adaptation particulière, une spécialisation différente de celle du « groupe » *Heterohyus*.

Apatemys sp. (Dormaal)

Matériel attribué : DO-75, M_3 droite.

Discussion

Sur la M_3 inférieure (DO-75) d'Apatémyidé récemment découverte à Dormaal, l'angle antéro-labial du trigonide ne descend pas si bas que chez *A. teilhardi*, ce qui laisse soupçonner qu'elle représente une espèce différente. D'ailleurs, elle est légèrement plus courte que la M_2 (CTM 1433), alors que d'après les mesures des alvéoles des mandibules LTM 1322 (type de l'espèce *A. teilhardi*) et DO-69, M_3 serait plus longue que M_2. Évidemment, la variation intraspécifique a pu jouer, mais, en vue labiale, la couronne du talonide est moins haute que celle des M_1 et de M_2. Cette M_3 a en outre, semble-t-il, une taille trop grande pour pouvoir être attribuée à *Eochiromys landenensis*. Il n'est pas impossible qu'elle soit proche d'une espèce d'*Apatemys*, *A.* sp., de Mutigny décrite ci-dessous.

Apatemys mutiniacus n. sp.

Échantillon-type : Mu 6332, M_1 droite.

Matériel attribué : Voir liste des échantillons sur le tableau des mesures.

Provenance et âge : Carrière de Mutigny (UCMP loc V-6167) et Carrière d'Avenay (UCMP loc V-6168), au nord-est d'Épernay (Marne). Éocène inférieur (Sparnacien).

Étymologie : De *Mutiniacus*, nom latin de Mutigny au IXe siècle.

Diagnose : Bord lingual relativement rectiligne, non courbe. Angle antéro-labial du trigonide légèrement plus ventral que l'incisure entre le paraconide et le métaconide. Paraconide assez fort mais crestiforme. Quatrième tubercule du trigonide (à l'angle antéro-labial) et paralophide faibles ou absents. Entoconide bien distinct du métaconide et séparé de lui par une entaille profonde.

Discussion

Nous avons pu adjoindre à la M_1 type toute une série de molaires inférieures et supérieures ; bien que ces dents soient isolées, la taille et la morphologie les unissent. C'est ainsi que les caractères énumérés ci-dessus sont également valables pour les autres molaires inférieures attribuées à cette espèce ; en outre, M_2 et M_3 sont de longueur subégale et légèrement supérieure à M_1. Les molaires supérieures sont caractérisées par leur contour subcarré, avec une partie linguale relativement longue antéro-postérieurement, la postprotocrista faible ou absente, le paraconule et hypocône petits ou crestiformes, ce dernier étant situé un peu lingualement par rapport au protocône. Le parastyle de M^1 est court et recourbé lingualement.

En ce qui concerne les molaires inférieures il convient de citer comme particularité de cette espèce le fait que les trigonides sont de contour subcarré, même celui de M_1 qui n'est que peu étiré antéro-postérieurement. Le talonide est limité par une paroi presque complète en raison de la présence d'un entoconide proéminent et proche du métaconide ; l'hypoconulide est absent ou crestiforme ; la hauteur de la couronne du côté labial du talonide reste modérée ; la cuvette du talonide est peu profonde et le fond en est plat.

Par rapport aux molaires inférieures attribuées à *Apatemys teilhardi*, les trigonides sont plus courts, l'entoconide est situé plus près du métaconide et le côté labial du talonide est relativement un peu plus élevé (particulièrement sur M_1 qui a un gros hypoconide).

On possède, de Mutigny, six incisives inférieures d'Apatémyidés de petite taille ; deux autres, par leurs dimensions nettement plus grandes, ne doivent pas appartenir à la même espèce. Les petites incisives, qui par leur nombre et leur taille s'apparieraient aux molaires décrites ici sous le nom d'*Apatemys mutiniacus*, sont assez particulières. L'émail peut être lisse ou très légèrement rugueux et il couvre entièrement la couronne, bien qu'il soit très mince sur la face dorsale. Nous avons constaté que ces particularités se trouvent également chez les *Apatemys* d'Amérique du Nord (par exemple, sur l'échantillon-type d'*A.* « *hurzeleri* », USNM 22386), malgré l'opinion précédemment admise selon laquelle l'émail était limité à la moitié antérieure de la dent ; c'est également vrai pour *Heterohyus*, dont certains échantillons ont la couronne entièrement couverte d'émail. Ces incisives sont étroites transversalement, mais moins que celles attribuées à *A. teilhardi*. En gros, l'incisive de l'espèce de Mutigny répond à la description détaillée qu'a faite McKenna (1963) pour celle de *Labidolemur soricoides*, et dont la taille est très proche. Elle en diffère par les détails de la crête labiale : là où l'incisive de *Labidolemur* possède un grand tubercule et un ou deux petits, la crête chez *A. mutiniacus* est garnie de tubercules de taille petite mais variable, et dont le nombre peut approcher de la dizaine. Il semble que le plus grand de ces tubercules se situe habituellement assez loin vers l'avant (comme chez *Apatemys bellus* MCZ 17942, fig. 14, *in* West, 1973*b*) et non pas vers l'arrière comme chez *Labidolemur*. Chez *A. teilhardi*, cette crête, très légèrement crénelée, est beaucoup plus lisse que chez *A. mutiniacus*.

Deux sortes d'incisives supérieures sont attribuées provisoirement à cette espèce. Puisque ces dents n'ont encore été décrites chez aucun autre Apatémyidé, il n'est pas possible de déterminer laquelle précède l'autre. Leur nature apatémyide est probable, leur taille s'accorde avec celles des autres dents d'*A. mutiniacus* et nous savons que le

prémaxillaire de ces animaux arborait deux grandes incisives supérieures, de taille subégale. Celles que nous désignerons I^1 ? ont la forme d'une lame allongée, étroite, mince, courbe, et bifide distalement. L'émail couvre principalement la surface antérieure, ne descendant que peu de chaque côté, et très probablement ne s'étendant pas sur la racine. Apparemment la pointe postérieure, la plus petite, était, en partie au moins, également recouverte d'émail, mais celui-ci était certainement mince.

L'autre incisive, que nous appellerons I^2 ?, représentée par la seule Mu 6656, a une couronne plus courte en même temps que plus renflée. Elle aussi est bifide, et l'émail y a la même disposition que sur les I^1 ?, si ce n'est qu'il descend un peu plus sur les côtés. Étant donné sa taille, proche de celle des I^1 ?, nous le supposons conspécifique avec les I^1 ?, mais ce n'est évidemment pas certain.

Il est difficile de déceler des traits diagnostiques pour les molaires supérieures, l'échantillonnage est trop faible et, deuxièmement, la signification de la variation n'est pas claire : traduit-elle des différences d'ordre spécifique ou simplement des différences intraspécifiques ?

La M^1 supérieure, Mu 115-L, est presque entière ; il n'y manque que le paracône ; elle est complétée par Mu 10-Bn, qui, elle, est dépourvue de région postéro-labiale. On constate que le métastyle y est modestement développé et ne forme qu'un étroit méplat labial ; sur Mu 115-L, l'hypocône est petit et plutôt crestiforme tandis qu'il est bien cuspidé sur Mu 10-Bn. Une autre différence entre les deux dents est le degré de développement d'un bourrelet antéro-lingual : il n'est guère qu'amorcé sur Mu 115-L, et court mais distinct sur Mu 10-Bn.

A la M^2, Mu 6680, ne manque que l'extrémité du parastyle ; le métastyle s'y étend labialement davantage que sur la M^1 et l'ectoflexus est profond et étroit. Cependant, sur trois autres M^2, l'ectoflexus est peu profond et plus ouvert. L'hypocône de Mu 6680 est de taille modeste et le bourrelet antéro-lingual court et distinct.

Les trois M^3 se ressemblent beaucoup, mais présentent des variations dans le bord labial, principalement au niveau de la concavité séparant métacône et parastyle. Il n'y a pas d'hypocône, mais il existe un fort bourrelet postérieur. Un cingulum antéro-lingual est également présent.

Du gisement d'Avenay proviennent deux dents inférieures (Av 5839, M_1 ; Av 772-Bn, M_3) qui peuvent être attribuées à *Apatemys mutiniacus*. La M_1 est essentiellement identique à celles de Mutigny ; la M_3 en diffère en ce que le paraconide y est plus petit et plus crestiforme, mais il est possible que la variation intraspécifique permette d'inclure cette dent dans la même espèce.

Une seule molaire supérieure d'Avenay (Av 291-Bn) peut être également attribuée à cette espèce. Il s'agit d'une M^3 (dont le parastyle manque), qui ressemble à la fois par sa taille et sa morphologie aux échantillons déjà décrits de Mutigny.

La comparaison de ce taxon avec ceux d'Amérique du Nord doit attendre un accroissement de matériel et de nos connaissances de ces derniers. Tout au plus peut-on dire que nous n'avons pas vu, dans l'échantillonnage il est vrai bien incomplet (eu égard à leur variabilité) que nous avons à notre disposition, d'Apatémyidé qui semblait spécifiquement identique avec cette espèce d'Europe. Par rapport aux échantillons-types des espèces décrites, l'espèce *A. mutiniacus* est nettement plus petite que *A. bellus* et donc beaucoup plus qu'*A. rodens* et *A. downsi*. Par contre, elle est plus grande que les dents rapportées

à *A. hendryi*. *A. bellulus*, *A. chardini* et *A. whitakeri* ont des dimensions proches d'*A. mutiniacus*, mais celle-ci se distingue d'*A. chardini* par la petite taille du paraconide des molaires inférieures, par la moindre largeur du talonide de M_1 et du trigonide de M_2, par la brièveté du talonide de M_3. Enfin, d'*A. whitakeri* et d'*A. bellulus*, *A. mutiniacus* diffère par la présence d'un entoconide [1] bien individualisé et par ses talonides moins arrondis postérieurement en vue occlusale.

Tableau I. — Mesures (en mm) des dents d'*Apatemys mutiniacus*. Les incisives étant toutes fragmentaires, les mesures ont été prises approximativement au même niveau vers la base de la couronne.

M_1

	Lo	la
Mu 6332	1,95	1,2
Mu 254-L	1,8	1,15
Mu 142-L	1,85	1,15
Mu 230-L	1,8	1,15
Mu 442-L	1,8 est.	1,1 est.
Av 5839	1,8	1,1

M^1

	Lo	la
Mu 115-L	2,0	1,8
Mut 10-Bn	—	—

M_2

	Lo	la
Mu 1059-L	1,0	1,4
Mu 6520	1,95	1,35
Mut 7-Bn	2,0	1,4
Mu 6625	1,9	1,3
Mu 6248	1,8	1,35
Mu 12740	1,9	1,3

M^2

	Lo	la
Mu 456-L	—	—
Mu 128-L	—	—
Mu 6680	—	—
Mu 12741	1,75	—

M_3

	Lo	la
Mu 149-L	2,0	1,4
Mu 6024	2,0	1,4
Mu 143-L	2,0	1,4
Mu 147-L	1,9	1,3
Av 772-Bn	1,9	1,3

M^3

	Lo	la
Mu 1038-L	1,3	2,3
Mu 266-L	1,4	2,45
Mu 1767-L	1,3	2,3
Av 291-Bn	—	—

Incisive inférieure

	la
Mu 6497	1,4
Mu 6348	1,3
Mu 6393	—
Mu 6494	1,4
Mu 12399	1,4

1. Il n'est pas sans intérêt de signaler que, seul parmi les échantillons d'Amérique du Nord examinés, USNM 25028, mandibule portant M_1 à M_3 et désignée comme *A.* cf. *chardini*, montre des entoconides de développement comparable à ceux des dents d'*A. mutiniacus*.

Apatemys sp. (Mutigny)

MATÉRIEL : Mu 453-L, M_3 droite.

PROVENANCE ET ÂGE : Carrière de Mutigny (UCMP loc. V-6167) au nord-est d'Épernay (Marne). Éocène inférieur (Sparnacien).

DISCUSSION

Cette dent isolée, plus petite que celle d'*Apatemys mutiniacus*, et surtout plus étroite, appartient probablement à une espèce différente, mais étant donné l'absence d'autres échantillons qui lui soient attribuables, nous ne proposerons pas de nouveau nom. Par rapport à *A. mutiniacus*, le paraconide est plus grand que sur la plupart des M_3 de cette espèce et situé plus lingualement, le trigonide est plus court antéro-postérieurement et donc plus allongé transversalement. Mu 453-L n'est qu'un peu plus grande que la M_3 de Dormaal, DO-75, tout en gardant les mêmes proportions, et elle partage avec celle-ci la plupart de ses caractères. Les trigonides sont très semblables, ne différant que par la taille supérieure du paraconide et son isolement chez Mu 453-L, ainsi que par la concavité plus forte du trigonide en arrière du rebord antérieur. Les talonides des deux échantillons sont endommagés, mais dans les parties comparables, il n'y a pas de différence importante. Il est hautement probable que *A. mutiniacus* et cette espèce d'une part, et celle représentée par DO-75 de Dormaal d'autre part, sont étroitement apparentées.

Apatemys sigogneaui n. sp.

ÉCHANTILLON-TYPE : Py 125-L, M_1 droite.

MATÉRIEL ATTRIBUÉ : Mu 1069-L, M_2 droite ; Av 629-Bn, M_2 droite.

PROVENANCE ET ÂGE : Carrière de Pourcy (Marne), carrière de Mutigny (UCMP loc. V-6167), carrière d'Avenay (UCMP loc. V-6168) ; Éocène inférieur (Sparnacien).

ÉTYMOLOGIE : Nommée en hommage à Mme D. SIGOGNEAU-RUSSELL pour son aide inestimable pendant les fouilles en Champagne et la rédaction des analyses subséquentes.

DIAGNOSE : Taille extrêmement petite (Py 125-L : Lo 1, 2 ; la 0,9) ; bord lingual des molaires inférieures relativement rectiligne, non courbe. Angle antéro-labial du trigonide descendant très légèrement plus bas que le fond de l'incisure entre le paraconide et le métaconide. Paraconide de taille modeste et crestiforme. Quatrième tubercule (à l'angle antéro-labial) du trigonide et paralophide absents. Entoconide très petit ou absent.

DISCUSSION

Nous sommes encore en présence d'un maigre échantillonnage de dents isolées, les seules qui nous soient parvenues d'une espèce extrêmement petite (Py 125-L : Lo 1,2,

la 0,9 ; Mu 1069-L : Lo 1,2, la 0,85 ; Av 629-Bn : Lo 1,2, la 0,8). En effet, sa taille, inférieure à celle de tout autre Apatémyidé connu, la rend bien distincte, mais en outre sa morphologie diffère de celle des espèces citées ci-dessus. Le trait le plus frappant en est l'absence presque totale d'entoconide, en opposition à toutes les autres espèces européennes, celles d'*Heterohyus* comprises. Enfin, la paroi linguale et postérieure du talonide est exceptionnellement basse ; le bassin du talonide est très peu profond. La base du métaconide est reliée à une crête formant la plus grande partie de la paroi linguale du talonide ; une telle crête est absente ou très faible dans les autres espèces. La signification des légères différences de proportion ou de détail entre les deux M_2 n'est pas, pour le moment, connue ; elles peuvent traduire un phénomène de variabilité, comme elles peuvent indiquer des différences spécifiques. La M_1, Py 125-L, dont le trigonide est étroit antérieurement et court, diffère des M_2 Av 629-Bn et Mu 1069-L par son paraconide plus petit, par son entoconide un peu plus distinct, et par son talonide plus large. Là encore, on ne connaît pas la valeur taxonomique de ces différences.

Par ailleurs, sur ces dents l'angle antéro-lingual du trigonide n'est pas situé bas comme chez *A. teilhardi* ; elles ne présentent pas le fort renflement étiré qui s'étend dans cette espèce obliquement à travers le trigonide, ni une hauteur comparable du côté labial du talonide. Par rapport à *A. mutiniacus*, elles diffèrent surtout par leur taille et par la nature du bord lingual du talonide ; enfin du côté labial la couronne est moins élevée.

En Amérique du Nord, la seule espèce qui puisse concurrencer *A. sigogneaui* en taille est *A. hendryi*, de l'Éocène supérieur, mais celle-ci reste néanmoins de dimensions nettement supérieures. Le spécimen-type d'*A. hendryi* est une M_3 isolée et aucune des autres dents rapportées n'a été figurée ; il n'est donc pas possible de comparer en détail les deux espèces.

Deux incisives, Mu 6617 et Mu 12290, qui n'appartiennent pas au lot décrit ci-dessus, présentent un diamètre transversal moindre que celui des incisives des autres espèces décrites à Mutigny. Mu 12290 est la plus grande des deux, mais la partie apicale de la couronne manque presque entièrement sur l'une et l'autre ; il en reste toutefois suffisamment pour montrer que l'émail y est très légèrement rugueux. Mais la présence d'un sillon longitudinal du côté médian, inconnu chez les Apatémyidés en général, laisse un doute sur son attribution à ce groupe. L'emplacement de ce sillon n'est pas conservé sur les deux autres couronnes. En raison de leur minceur, on serait tenté de rapprocher ces deux incisives soit de la très petite espèce, *Apatemys sigogneaui*, soit d'*Apatemys* sp. de Mutigny, bien qu'aucune preuve ne puisse soutenir ces suppositions.

Une P_1 (ou P_2) a été trouvée à Avenay (Av 7236), qui, en raison de sa petite taille, pourrait appartenir à *Apatemys*. Et, puisque la longueur de cette dent dépasse très largement celle des molaires (voir par exemple, l'échantillon-type de *Stehlinella*), il n'est pas impossible qu'elle soit attribuable à *Apatemys sigogneaui* ; ceci reste évidemment une hypothèse. Cette dent est usée dans la région linguo-postérieure, ce qui fausse son contour, mais on voit qu'elle était allongée et étroite, rectiligne lingualement et convexe labialement ; les extrémités sont arrondies et présentent essentiellement la même largeur. Le tubercule postérieur, bien qu'atteint par l'usure, ne semble pas avoir été volumineux. La grande lame verticale s'élève en pente douce à partir de ce tubercule, dont elle est bien éloignée ; elle reste assez basse et présente un profil dorsalement subrectiligne, puis descend abruptement (voir verticalement) à l'extrémité antérieure ; elle est située, pour sa plus grande partie, à la partie antérieure de la dent.

Ce contour, et surtout sa paroi antérieure, diffèrent de ceux présentés par la dent figurée par West (1973*b*, fig. 13). La verticalité de ce bord antérieur traduit-elle une différence entre *Heterohyus* et *Apatemys*, ce bord étant, chez celui-ci, courbe et même souvent concave ?

Apatemys sp. (Rians)

Matériel : RI 239, M_1 gauche ; RI 284, trigonide d'une M_2 gauche.

Provenance et âge : Gisement de Rians (Var) au nord-est d'Aix-en-Provence. Éocène inférieur (Sparnacien).

Discussion

La M_1, RI 239, se signale par son contour très allongé et très étroit ; le talonide en particulier frappe par son étroitesse et sa longueur ; enfin, au contraire des autres espèces d'*Apatemys*, le trigonide de cette M_1 est plus large que le talonide. Le contour du trigonide est celui d'un parallélogramme quelque peu étiré dans le sens antéro-postérieur, au diamètre transversal légèrement plus petit à l'avant qu'à l'arrière. L'angle antéro-labial n'est pas surbaissé par rapport à l'entaille paraconide-métaconide ; il saille vers l'avant, mais sans porter de tubercule ; il n'y a pas de paralophide. Le paraconide est fort et conique. A la différence de ce qu'on observe sur le trigonide des dents d'*A. teilhardi*, le renflement allongé s'étendant obliquement à partir du sommet du protoconide est moins développé. En vue occlusale, la paroi antérieure du trigonide dessine une concavité nette (formée par l'excroissance du paraconide), apomorphe par rapport au tracé rectiligne de la même concavité qui existe aussi chez *A. sigogneaui* et qu'on retrouve chez certains *Heterohyus*. Il n'est pas encore possible d'apprécier la variabilité de ce caractère dans une même espèce. Le bord lingual de la dent est rectiligne si ce n'est qu'il présente un léger renflement (en vue occlusale) au niveau de la jonction trigonide-talonide, ce qui lui donne un profil assez particulier. L'entoconide est petit, guère individualisé, et situé loin du métaconide. La paroi du talonide est basse entre l'entoconide et le métaconide, ainsi qu'à l'arrière. L'hypoconulide n'est pas différencié, mais son emplacement est crestiforme. L'hypoconide est très légèrement cuspidé et le bassin du talonide peu profond. Labialement, la hauteur de la couronne du talonide est modérément élevée, semblable à ce qu'elle est chez *A. mutiniacus*.

Le trigonide de RI 284, une M_2, est beaucoup plus court, et subcarré. L'angle antéro-labial ne fait pas saillie vers l'avant et est très effacé ; le paraconide, également, est modeste par rapport à celui de M_1. Peu d'autres caractères sont observables.

La forme de Rians se détache très nettement des autres espèces et constitue certainement un nouveau taxon. Par la morphologie de son trigonide, elle diffère largement d'*A. teilhardi* rappelant davantage *Apatemys* sp. de Dormaal ou *A. mutiniacus* ; au contraire, la situation de l'entoconide fait penser davantage à *A. teilhardi* qu'à *A. mutiniacus*. Mais l'étroitesse de son talonide la rend tout à fait unique. En l'absence d'incisives inférieures, l'attribution générique reste provisoire.

Malgré de nombreux points communs, et tout en partageant la plupart de ces caractères avec les formes nord-américaines, les espèces européennes d'*Apatemys* sont bien distinctes les unes des autres. Il est évident qu'il y a eu échange entre ces deux continents au début de l'Éocène et qu'ensuite se sont manifestées, sur chaque continent, des tendances évolutives divergentes. Puisque les espèces de France et de Belgique paraissent assez distinctes morphologiquement, il est à souhaiter qu'une comparaison puisse être effectuée entre celles-ci et les formes wasatchiennes pour tenter de retrouver la souche paléocène qui les relie.

Genre **EOCHIROMYS** Teilhard de Chardin, 1927

Eochiromys landenensis Teilhard de Chardin, 1927

Spécimen-type : CTM 1419, fragment mandibulaire gauche portant l'incisive, une grande partie de M_1 et M_2 (figuré par Teilhard p. 14, fig. 10-a et pl. III, fig. 12, 12a).

Matériel rapporté : DO-72, incisive inférieure gauche.

Diagnose de l'espèce : Comme pour le genre.

Diagnose provisoire du genre : Petit Apatémyidé à corps mandibulaire haut, incisive étroite et peu courbe (voir fig. 2).

Discussion

La comparaison de la mandibule-type CTM 1419 avec celle d'*A. teilhardi* montre qu'il s'agit de deux formes bien différentes. Malheureusement, le mauvais état de la première ne permet pas d'affirmer qu'une coupure générique s'impose entre les deux, et donc de définir ce genre de façon satisfaisante. Mais comme une telle coupure reste tout à fait possible, nous gardons le genre de Teilhard pour ne pas modifier sans raisons valables la nomenclature.

La mandibule d'*E. landenensis* est plus petite, mais son corps apparaît proportionnellement plus haut ; sa fosse est plus antérieure, située seulement sous P_4 ; ses deux trous mentonniers sont plus espacés que chez *A. teilhardi*, et non reliés par une gouttière. La distance séparant P_4 et M_1 du bord supérieur de la racine de l'incisive est plus grande sur CTM 1419 que LTM 1322 (*A. teilhardi*), mais il existe une forte variabilité de ce caractère dans cette espèce ; D 66 montre aussi cet espacement. L'un d'entre nous (M.G.) estime que l'incisive de *landenensis* apparaît plus redressée par rapport à la série dentaire que celle de *teilhardi* et qu'*Eochiromys* se rapproche par là d'*Heterohyus*.

Les deux incisives sont étroites mais assez usées (largeur maximale de 0,8 mm, alors qu'elle est de 1 à 1,4 mm chez les incisives pas trop usées d'*A. teilhardi*). Leur bord infé-

rieur montre une très faible courbure, plus faible que celui des incisives d'*A. teilhardi*. La couronne et la partie antérieure de la racine de ces incisives sont moins hautes chez *E. landenensis* que chez *A. teilhardi*.

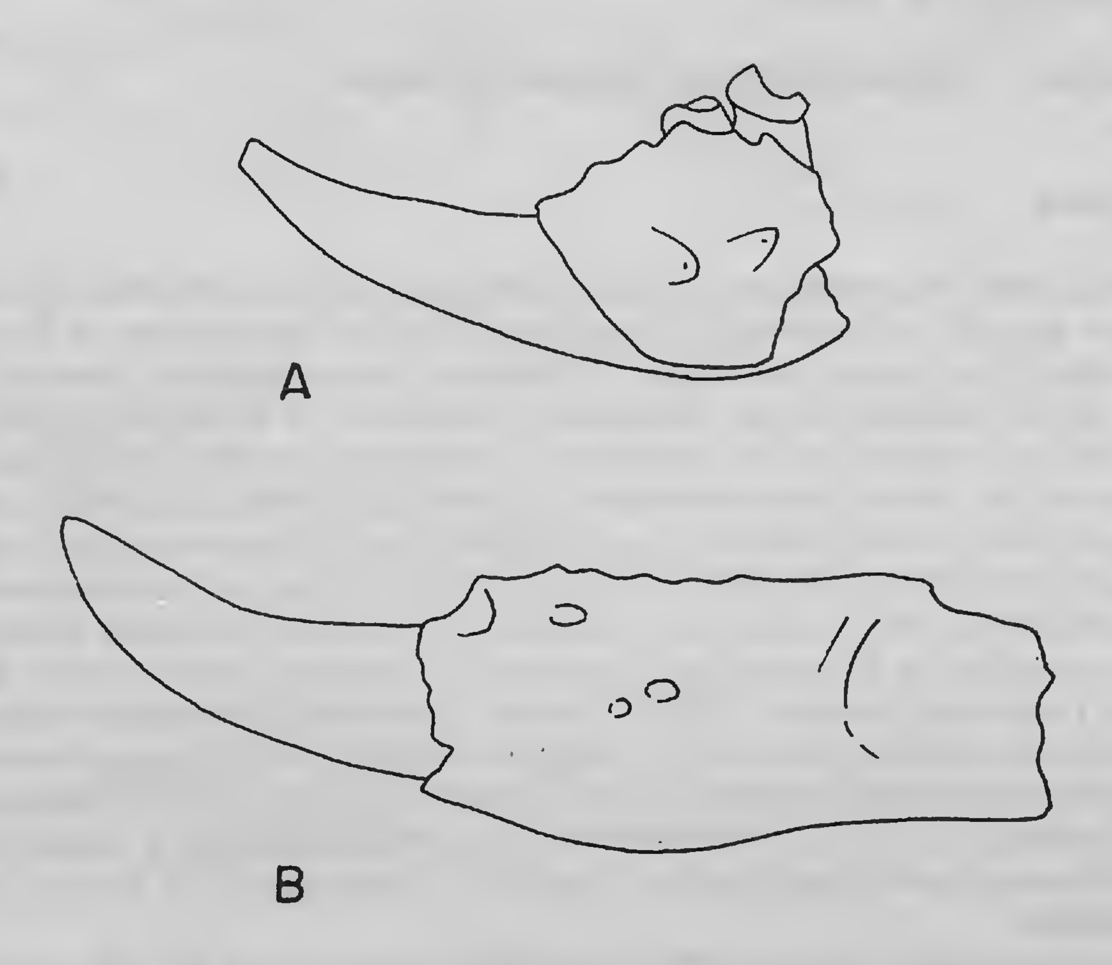


Fig. 2. — A. Ct. M. 1419, lectotype d'*Eochiromys landenensis* ; d'après Teilhard de Chardin, 1927. Vue labiale (× 6). — B : D 068, *Apatemys teilhardi*, vue labiale (× 6).

Sur la M_2, en très mauvais état, on peut encore voir que l'angle antéro-labial du trigonide était plus bas que chez *A. teilhardi* et qu'il y avait une ébauche de « 4e tubercule ». Postérieurement au trigonide, la trace de crête oblique est assez linguale, indiquant un bassin du talonide plus étroit dans sa partie antérieure que chez les autres Apatémyidés éocènes. Mais ces molaires sont si usées qu'on ne peut même pas apprécier leurs dimensions exactes.

Genre **HETEROHYUS** Gervais, 1848

Nous présentons ici un aperçu sur les espèces de ce genre telles qu'elles sont actuellement connues.

Espèce-type : *Heterohyus armatus* Gervais, 1848, de Bouxwiller et Egerkingen.

Autres espèces : *H. europaeus* (Rütimeyer, 1890) d'Egerkingen ; *H. quercyi* (Filhol, 1890) de Mermerlin ; *H. gracilis* (Stehlin, 1916) d'Egerkingen et Bouxwiller ; *H. nanus* Teilhard de Chardin, 1921, de Mémerlin ; *H. heufelderi* Heller, 1930, du Geiseltal ; *H. sudrei* Sigé, 1975, de Robiac.

Répartition : Éocène moyen et supérieur d'Europe.

Discussion

Isoler les traits diagnostiques du genre *Heterohyus* n'est pas aisé, bien que celui-ci soit certainement originel. Le caractère le plus frappant en est la courbure de l'incisive inférieure. En effet, chez toutes les espèces d'*Heterohyus* citées ci-dessus, l'incisive inférieure décrit une courbe régulière depuis l'extrémité postérieure de la racine jusqu'à la pointe antéro-dorsale de la couronne, ses deux faces, ventrale et dorsale, restant concentriques. Or, chez aucun des genres nord-américains, *Sinclairella*, *Apatemys* (et encore moins chez les genres paléocènes) ne se retrouve une telle disposition. Le bord ventral de cette incisive est bien incurvé chez *Stehlinella*, mais le bord dorsal de la racine est beaucoup moins courbe, si bien que la dent ne présente pas une courbure générale. Chez les autres genres, la racine est toujours rectiligne et la courbure de la couronne commence avec sa sortie de l'alvéole.

Comme l'a souligné Stehlin (1916), l'incisive inférieure d'*Heterohyus* ressemble d'une façon remarquable à celle de l'Aye-Aye, Lémurien de Madagascar. Toujours selon Stehlin, l'émail s'étale en une bande ventrale couvrant toute la longueur de l'incisive (chez *H. europaeus* et *H. quercyi* du moins), tout comme chez le dit *Daubentonia*. A notre connaissance et chez les autres genres d'Apatémyidés, l'émail ne s'étend que peu ou pas du tout à l'intérieur de l'alvéole.

En ce qui concerne la hauteur de la mandibule (sous M_1 ou M_2), elle est, chez *Heterohyus*, approximativement égale à la longueur de la série des molaires inférieures, tandis que, pour les mandibules de *Sinclairella*, ce rapport ne dépasse pas 73 à 80 %. Chez *Apatemys*, pourtant, ce même rapport peut atteindre 95 % ; comme tant d'autres donc, ce caractère n'est pas à toute épreuve. De même, la M_3 est, en vue labiale, cachée en partie derrière le bord du processus coronoïde chez *H. europaeus*, *H. nanus*, *Sinclairella* et *Stehlinella*, alors qu'elle est entièrement visible chez *H. gracilis*, *H. quercyi*, ainsi que dans les espèces d'*Apatemys*.

En ce qui concerne les caractères morphologiques de la mandibule, nous avons constaté l'absence quasi générale de la fosse située en dessous et légèrement en arrière de P_4 ; là où elle est visible (dans deux cas sur 5 spécimens représentant 5 espèces), son développement demeure très faible. D'autre part, on retrouve indifféremment un ou deux trous mentonniers ; le seul ou le plus postérieur des deux se trouve toujours au-dessous de la M_2, comme c'est le cas chez les autres genres (à l'exception de *Sinclairella*). Le nombre de racines de P_4, auquel McKenna (1960) a attribué tant d'importance, est de un dans trois des espèces (sur 5) ; dans les deux autres, les deux racines sont accolées, ou presque. Il est donc difficile d'attribuer une valeur plus que spécifique à ces traits.

West (1973*b* : 20) a donné un tableau montrant les rapports longueur/largeur des molaires inférieures chez les formes nord-américaines ; chez *Heterohyus* nous avons trouvé

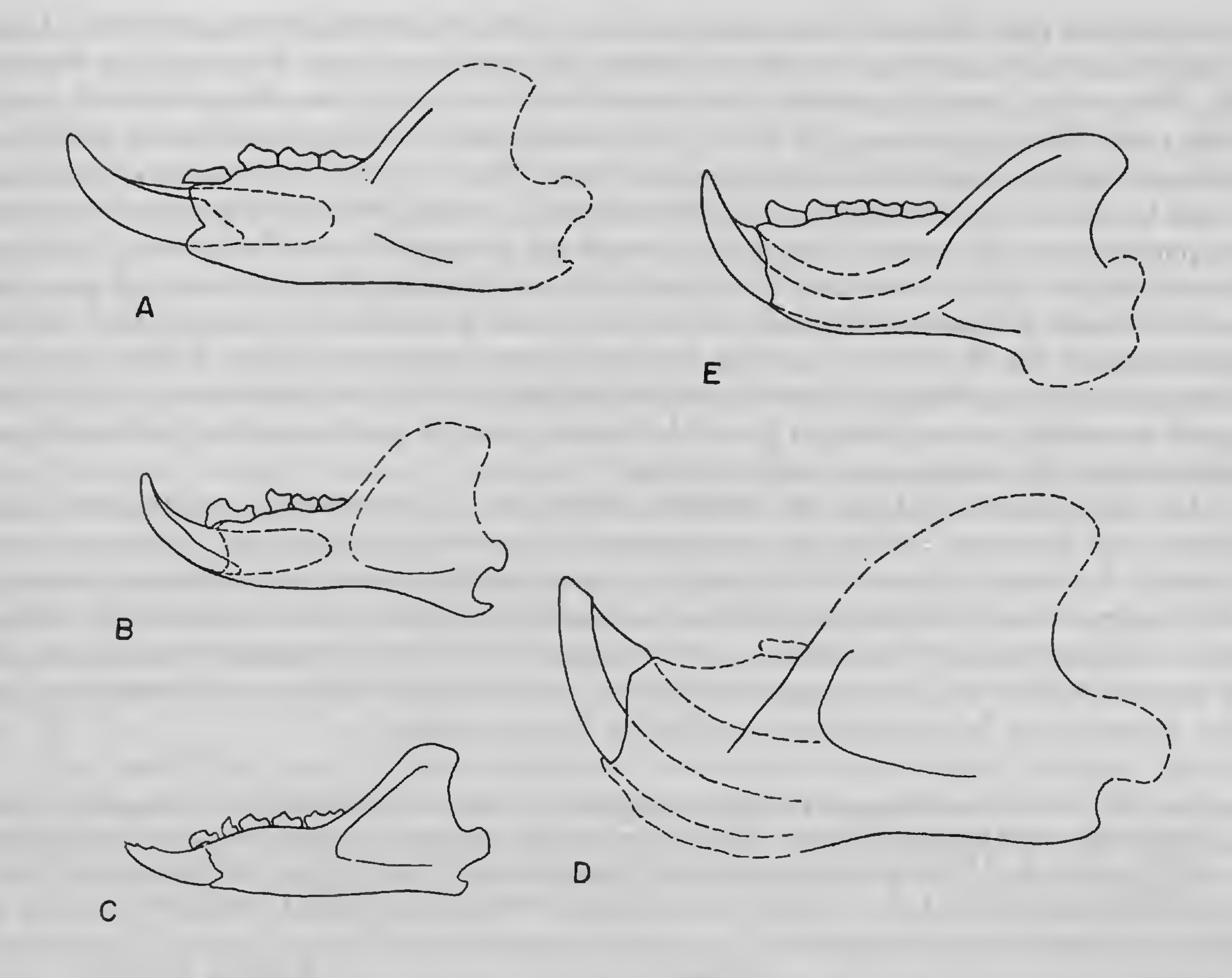


Fig. 3. — Profil composite de la mandibule de quelques Apatémyidés, montrant en particulier la morphologie de l'incisive.

A : *Sinclairella dakotensis*, Oligocène inférieur, Amérique du Nord ; d'après Jepsen, 1934, et West, 1973*b* (× 2). — B : *Stehlinella uintensis*, Éocène supérieur, Amérique du Nord ; d'après Jepsen, 1934, et Matthew, 1921 (× 2). — C : *Apatemys* « *bellus* », Éocène moyen, Amérique du Nord ; d'après West, 1973*b*, et Jepsen, 1934 (× 2). — D : *Heterohyus europaeus*, Éocène supérieur, Europe ; d'après Stehlin, 1916 (× 1). — E : *Heterohyus gracilis*, Éocène supérieur, Europe ; d'après Stehlin, 1916 (× 2).

les chiffres suivants pour l'espèce *H. nanus* (le nombre d'échantillons mesurés est indiqué entre parenthèses ; mesures prises dans Sigé, 1975 : 662) :

P_4	M_1	M_2	M_3
1,38 (2)	1,29 (3)	1,19 (5)	1,67 (5)

Toutefois on pourrait en conclure que les M_1 et M_2 d'*Heterohyus nanus* sont plus larges relativement que celles des Apatémyidés d'Amérique du Nord et que la M_3 est légèrement plus allongée que chez les espèces d'*Apatemys* mais plus courte que la M_3 de *Sinclairella*. A noter, cependant, que la M_3 d'*H. quercyi* a des rapports identiques à ceux de ce dernier genre.

Ces degrés variés d'allongement sont difficiles à interpréter (tabl. II). Il semble clair

que la M_3 était primitivement très courte (L/l = 1,0 chez *Jepsenella praepropera* et *A. ? kayi*) et qu'elle s'est allongée dans toutes les lignées, les extrêmes étant *H. quercyi* et *Sinclairella*. Par contre, pour M_2, courte chez *Jepsenella* (L/l = 1,0), plus allongée chez *L. soricoides* et les divers *Apatemys* (1,3 à 1,4), son raccourcissement chez *H. nanus* est probablement apomorphe, indiquant un renversement de tendance ; chez *H. sudrei*, les proportions restent les mêmes que chez beaucoup d'*Apatemys* (L/l = 1,4), plésiomorphes pour ce caractère par rapport à *H. nanus* (mais on ne connaît pas ce rapport chez *Eochiromys*). L'allongement visible sur les molaires d'*A. teilhardi* (L/l = 1,6 pour M_2) est-il primitif pour les formes éocènes d'Europe, indiquant un renversement de tendance précoce ? Des fossiles paléocènes, ou des M_2 d'autres espèces aussi anciennes, permettraient de le dire. En effet *J. praepropera* ne reflète pas forcément les proportions les plus primitives, car le bord lingual arrondi de ses molaires est probablement apomorphe par rapport au bord rectiligne existant chez de nombreuses autres espèces.

La morphologie dentaire des molaires inférieures d'*Heterohyus* se conforme à celle décrite plus haut chez les espèces européennes d'*Apatemys*, à quelques caractères près, qui sont : la forme du paraconide, plutôt conique que crestiforme, et sa liaison fréquente avec l'angle antéro-labial du trigonide par un paralophide (mais il ne se forme pas de tubercule — le quatrième du trigonide — sur ce coin antéro-labial), la grande longueur de M_3 par rapport à M_1 et M_2 ; le contour du talonide, qui n'est pas toujours aussi anguleux que chez *Apatemys*, et la morphologie variable de l'hypoconulide.

Tableau II. — Valeur du rapport longueur/largeur des molaires chez certains Apatémyidés. Pour les formes nord-américaines, les chiffres des quatre premières espèces sont pris dans West (1973), ceux de *Labidolemur soricoides* ont été calculés d'après le mesures de McKenna (1963), ceux de *Jepsenella* et *A. ? kayi* ont été estimés à partir d'un ou deux moulages.

	Europe				Amérique du Nord			
		M_1	M_2	M_3		M_1	M_2	M_3
Oligocène					*Sinclairella*	1,5	1,4	2,0
Éocène supérieur	*Heterohyus nanus*	1,3	1,2	1,7	*T. uintensis*	1,5	1,4	1,6
Éocène moyen					*A.* « *bellus* »	1,6	1,4	1,6
Éocène inférieur	*Apatemys sigogneaui*	1,3	1,4	1,6				
	Apatemys mutiniacus	1,6	1,4	1,4	*A.* « *bellus* »	1,4	1,3	1,4
	Apatemys teilhardi	1,65	1,6		*A. ? kayi*	1,4	1,3	1,0
Paléocène supérieur					*Labidolemur soricoides*	1,4	1,4	
Paléocène moyen					*Jepsenella praepropera*	1,3	1,0	1,0

La couronne du talonide a une tendance à être plus élevée labialement ; ceci est valable aussi pour les *Apatemys* d'Amérique du Nord et pour *Sinclairella*, mais pas pour *Stehli-*

nella. Toujours par rapport aux formes nord-américaines, le talonide est moins profond que chez *Sinclairella* et plus ouvert lingualement ; mais cette distinction ne s'applique pas à *Stehlinella*, et tous les intermédiaires se trouvent chez les espèces *Apatemys*.

Chez *Heterohyus* le contour du trigonide de M_2 et M_3 peut varier depuis une forme subcarrée jusqu'à une forme d'étroit parallélogramme ; le bord antérieur du bassin du trigonide est, le plus habituellement, quasi horizontal et se situe (surtout chez les espèces tardives) ventralement par rapport à l'incisure qui sépare le paraconide et le métaconide (à peu près comme cela se présente chez *Sinclairella*). Chez *Apatemys*, il y a généralement moins de décalage entre l'incisure paraconide-métaconide et le niveau du bord antérieur.

Sigé (1975 : 666), se basant sur les molaires inférieures, a divisé les espèces d'*Heterohyus* en deux catégories : dans l'une, les molaires ont un trigonide ouvert, c'est-à-dire sans rebord et surbaissé vers l'avant ; dans l'autre, le trigonide est complet, ou fermé ; cette dernière catégorie ne comprend que *H. quercyi*. Nous avons constaté cependant que le développement de ce rebord est en fait variable, fort chez *H. quercyi* et *H. armatus*, modéré chez *H. europaeus* et faible ou absent chez *H. gracilis*, *H. nanus* et *H. sudrei*.

Les molaires supérieures d'*Heterohyus*, en particulier M^1 et M^2, ont un contour horizontal approximativement subcarré ; elles sont surtout caractérisées par le grand développement antéro-postérieur de la partie linguale. Cependant sur M^3 ce contour est variable, puisque dans un cas (*H. quercyi*) cette dent est plus longue (antéro-postérieurement) que la M^2.

Le bord labial des molaires supérieures est généralement assez rectiligne (comme c'est le cas chez *Sinclairella*, mais en contraste avec le contour nettement bilobé des molaires d'*Apatemys*). Sur la M^1, et dans toutes les espèces d'*Heterohyus*, l'ectoflexus n'est que légèrement sinueux. Le profil de la M^2 varie depuis une forme modérément bilobée chez *H. nanus* à un profil presque rectiligne chez *H. quercyi* et *H. sudrei* ; il est faiblement bilobé chez *H. gracilis*. La M^3 peut être complètement dépourvue de parastyle (comme chez *H. quercyi*), mais plus communément celui-ci est bien développé (comme chez *H. nanus*, *H. sudrei* ou *H. gracilis*).

Le développement du lobe hypoconal peut, sur les molaires supérieures d'*Heterohyus*, être extrême, comme chez *H. quercyi* ou *H. sudrei*, ou plus modéré comme chez *H. gracilis*, *H. nanus* et *H. europaeus* (M^1 seulement connue). L'individualisation d'un hypocône sur ce lobe varie dans la même espèce selon la molaire considérée, mais il tend à être plus faible chez *H. quercyi* et *H. sudrei* qu'il ne l'est chez *H. gracilis*, *H. nanus* et *H. europaeus*.

La crête reliant le protocône au métacône (la postprotocrista) est, elle aussi, assez variable. Chez *H. sudrei* et *H. europaeus* (M^1 seulement) elle est généralement plus faible que chez *H. quercyi* ou *H. gracilis* ; elle est absente chez *H. nanus*. Chez *Jepsenella*, la postprotocrista se dirige vers la base postérieure des molaires supérieures. La liaison de cette crête avec le métacône semble avoir existé chez les plus anciens *Apatemys* en Europe (*A. teilhardi*) et en Amérique du Nord (UC 92452 de Bitter Creek, Graybullien), puis avoir été perdue plus ou moins rapidement dans les différentes lignées.

Bien qu'aucun caractère constant ne nous paraisse pouvoir distinguer les molaires supérieures de *Sinclairella* de celles des espèces d'*Heterohyus*, il semblerait, par contre, que les molaires supérieures soient, dans ce genre, plus longues par rapport à leur largeur que ne le sont les mêmes dents chez *Apatemys* et que le lobe de l'hypocône y soit plus développé dans le sens postéro-lingual. On observe également une tendance à ce que la postproto-

crista soit plus marquée, et en aucun cas dans le matériel d'*Apatemys* que nous avons vu il n'y a de crête entre le protocône et l'hypocône, comme chez *H. sudrei*, par exemple, et parfois chez *H. gracilis*.

La P^4, connue dans une seule espèce, *H. quercyi*, n'est pas extrêmement réduite, et elle possède deux racines qui s'écartent largement l'une de l'autre. La P^4 d'*Apatemys* semble avoir trois racines (il y en avait deux chez *Sinclairella* et *Stehlinella*).

La P^3 est, comme dans les autres genres, plus grande que la P^4.

En ce qui concerne les espèces antérieurement créées, et dans la mesure où on admet qu'elles appartiennent toutes au genre *Heterohyus*, elles nous paraissent valables. Cependant, Sigé (1975) avait soupçonné *Heterohyus heufelderi* d'être synonyme d'*H. gracilis*, mais n'ayant pu voir l'échantillon-type de la première, il se déclara dans l'impossibilité de trancher. Bien que cette suggestion soit peut-être valable, nous avons trouvé quelques indications du contraire. Il est vrai qu'en taille et en âge les deux formes ne sont pas très différentes l'une de l'autre, mais l'absence d'émail sur les dents de la mâchoire-type d'*H. heufelderi* donne à la morphologie dentaire un aspect qui pourrait être trompeur : il semble, par exemple, que le talonide y soit beaucoup moins arrondi que celui d'*H. gracilis* et très pointu postérieurement ; d'autre part, mesurée au niveau de l'alvéole, la P_4 d'*H. heufelderi* est nettement plus petite que celle d'*H. gracilis*, où les racines, bien qu'accolées pour n'en former qu'une seule, témoignent d'une dent de plus grandes dimensions. Également d'après les alvéoles, la P_3 d'*H. heufelderi* semble la plus grande. Une différence encore plus importante entre les espèces est celle concernant la hauteur de la racine de l'incisive : chez *H. heufelderi* la racine est beaucoup plus élevée que chez *H. gracilis*. Finalement, étant donné l'état de l'échantillon-type d'*H. heufelderi*, il est difficile d'être certain de la valeur de tous ces caractères, mais il semblerait que cette espèce soit distincte et valide.

L'attribution à *Sinclairella* d'Apatémyidés de l'Éocène tardif de Robiac (et non d'Aix) dans le sud de la France par West (1973*b* : 16) fut considérée comme inexacte par Sigé, qui créa pour eux une nouvelle espèce *H. sudrei* (Sigé, 1975). Il s'agit de molaires isolées ; or, puisque *Sinclairella* fut définie essentiellement sur la courbure de l'incisive, la distribution de l'émail, et sur la hauteur de la mandibule relativement à la longueur M_1-M_3, il est difficile de prouver que le matériel de Robiac n'est pas effectivement rapportable à *Sinclairella*. Cependant, comme Sigé, nous considérons cette hypothèse comme très improbable, surtout en raison des différences morphologiques entre les molaires inférieures des deux genres (par exemple, présence chez *Heterohyus sudrei* d'un entoconide bien distinct ; talonide de M_1 et M_2 plus long (surtout en vue linguale) ; cuvette du talonide moins creuse et plus ouverte lingualement). Il serait, par contre, intéressant de spéculer sur la présence éventuelle en Amérique du Nord, à l'Éocène inférieur, d'une espèce d'*Heterohyus* : il reste encore bien des inconnues concernant les Apatémyidés de ce continent.

Une très belle pièce du Muséum de Bâle, constituée par un maxillaire et un prémaxillaire et provenant des phosphorites du Quercy est restée inédite depuis sa mention par Stehlin (1916 : 1496). Cet échantillon représente peut-être un nouveau genre dont les molaires rappellent, en quelque sorte, celles de *Stehlinella*.

Après cette brève revue des espèces préexistantes d'*Heterohyus*, nous décrirons les formes nouvelles de l'Éocène français.

Heterohyus sp. (Mutigny)

Matériel : Mu 1058-L, M_2 droite ; ? Mu 6392, incisive inférieure droite ; ? Mu 5648, incisive inférieure gauche ; ? Mu 6156, I^1 ? gauche.

Provenance et âge : Carrière de Mutigny (UCMP loc. V-6167) au nord-est d'Épernay (Marne). Éocène inférieur (Sparnacien).

Discussion

Nous pensons pouvoir attribuer au genre *Heterohyus* cette seule molaire, qui serait ainsi le plus ancien représentant du genre. Les traits que nous avons considérés comme typiques du genre, visibles sur cet échantillon, sont : paraconide plus distinct (mieux individualisé) en vue antérieure que chez *Apatemys mutiniacus* ; angle antéro-labial du trigonide plus obtus et moins labial par rapport au sommet du protoconide (en vue supérieure) que chez *A. mutiniacus* ; entoconide plus éloigné du métaconide et de petite taille, bien plus petit que chez *A. mutiniacus* ; bassin moins creux et couronne plus élevée labialement que chez *A. mutiniacus* ; taille de Mu 1058-L supérieure (Lo 2,5 ; la 1,55) à celle d'*A. mutiniacus*. Les autres particularités de cette dent concernent le contour de son trigonide, subcarré ; l'angle antéro-lingual du trigonide, situé légèrement plus bas que l'incisure paraconide-métaconide et dépourvue de tubercule.

Parmi les spécimens d'Apatémyidés de Mutigny, se trouvent deux incisives inférieures relativement grosses, Mu 6392 (sommet d'une couronne droite) et Mu 5648 (racine et base d'une couronne gauche). Elles affichent une morphologie bien différente de celle des incisives attribuées à *Apatemys mutiniacus* et sont considérées ici comme appartenant à cette même espèce d'*Heterohyus*. L'émail y est légèrement rugueux ; elles sont plus larges transversalement que celles d'*A. mutiniacus* et ne présentent pas de tubercules ni de crénulations sur la crête labiale de la couronne. Mais le trait le plus frappant en est la légèreté de la courbure de l'extrémité de la couronne par rapport à celle observée chez *Apatemys mutiniacus*, comme on pouvait s'y attendre pour des formes se situant vers le début de la lignée d'*Heterohyus*. Ces incisives que l'on peut qualifier de primitives possèdent en effet une racine plutôt rectiligne et fort semblable à celle d'*Apatemys* ; bien que le bord ventral de cette racine suive une courbure régulière, le bord dorsal s'incurve ventralement vers l'extrémité postérieure de la dent. Nous verrons sur les échantillons d'*Heterohyus* de Grauves, donc plus récents que ceux-ci, que cette courbure s'y fait plus marquée.

Une incisive supérieure, Mu 6156, dont la taille correspond mieux à *Heterohyus* qu'à *Apatemys*, est considérée très provisoirement comme I^1 ?. Tout en présentant la forme bifide déjà observée sur les dents attribuées à *Apatemys mutiniacus*, elle diffère de celles-ci à plusieurs égards. Ses deux dimensions, épaisseur et hauteur, sont plus fortes ; l'émail est légèrement plus rugueux et couvre entièrement la couronne. Le sommet de la cuspide principale est un peu dédoublé en un grand et un étroit tubercule, celui-ci étant isolé à l'avant de la dent par un sillon labial, et décroché assez loin de l'extrémité du tubercule principal.

Heterohyus sp. (Avenay)

Provenance et âge : Carrière d'Avenay (UCMP loc. 6168) dans la région d'Épernay (Marne). Éocène inférieur (Sparnacien).

Heterohyus sp. I

Matériel : Av 70-Bn, M_2 droite ; Av 116-L, M_3 gauche ; Av 6849, M^1 droite ; Av 5019, M^2 droite.

Discussion

Il se peut que Av 70-Bn (M_2) et Av 116-L (M_3) soient apparentées à l'espèce précédente d'*Heterohyus* trouvée à Mutigny. Mais la M_2 Av 70-Bn se singularise par sa taille relativement grande (Lo 2,7 ; la 1,9) et par une certaine massivité ; en outre, le paraconide et l'entoconide y sont particulièrement bien développés et le trigonide est un peu plus allongé transversalement (excédant nettement le diamètre transverse du talonide) que sur les autres M_2 d'*Heterohyus* de Mutigny et d'Avenay. La M_3, elle, constitue le premier exemple, dans le Tertiaire d'Europe, d'une dernière molaire typique d'*Heterohyus*. Son talonide est très allongé, l'entoconide et l'hypoconide sont bien distincts et de taille subégale, et l'hypoconulide est le cuspide le plus grand du talonide ; il se situe labialement par rapport à l'extrémité postérieure du troisième lobe. Sur le trigonide, le paraconide est proéminent et conique ; il n'y a ni paralophide ni quatrième tubercule. Le contour de ce trigonide est subcarré, mais le côté labial est plus court que le côté lingual; dimensions : Lo 3,2; la 1,7. La ressemblance de la M_2 (Av 70-Bn) avec la M_3 (Av 116-L), dont elle partage maints caractères, suggère que ces deux dents représentent la même espèce, malgré leur différence de taille que l'on pourrait attribuer à la variabilité.

Les deux molaires supérieures, Av 6849 et Av 5019, semblent avoir appartenu à une seule espèce, vraisemblablement la même aussi que celle représentée par Av 70-Bn et Av 116-L. La M^1 a perdu sa partie antéro-labiale et elle a subi une forte usure au milieu du bassin du trigone, de sorte que tout ce que l'on peut en dire concerne le métastyle, modérément développé, et l'hypocône, fort et en forme de tubercule. La M^2 est au contraire très bien conservée ; elle montre un léger rétrécissement antérieur et postérieur ; la présence de styles donne au contour labial une forme bilobée et symétrique, et l'ectoflexus y est peu profond et largement ouvert. Une crête (la postprotocrista) ferme postérieurement le bassin du trigone ; le paraconule est distinct mais crestiforme, et l'hypocône grand et cuspidé.

Heterohyus sp. II

Matériel : Av 764-Bn, M_2 droite.

Discussion

La M_2, Av 764-Bn, qui, elle, diffère des autres M_2 (et de celle de Mutigny) par son paraconide petit et crestiforme, par l'angle antéro-lingual plus rehaussé, et par sa taille générale moindre (Lo 2,3 ; la 1,5), témoigne peut-être de l'existence d'une autre espèce.

Heterohyus sp. III

Matériel : Av 66-Bn, M^1 droite.

Discussion

Une autre molaire supérieure, Av 66-Bn, diffère considérablement des deux précédentes, Av 6849 et Av 5019. Sa moitié linguale est plus étroite antéro-postérieurement et elle est beaucoup plus petite, plus même que la molaire inférieure, Av 764-Bn ; elle représenterait donc la troisième espèce d'*Heterohyus* à Avenay.

La couronne d'une dent considérée provisoirement comme une I^1? gauche, Av 5751, provient d'un individu (ou d'une espèce) plus grand que celui reconnu dans la faune de Mutigny et il est impossible, actuellement, de l'attribuer avec certitude à *Heterohyus*.

Heterohyus sp. (Grauves et Cuis)

Matériel : GR 7652, M^2 gauche ; GR 10015, M^2 droite ; Cui 3-De, M^2 droite ; GR 94-L, GR 95-L, incisives inférieures ; GR 7872, P_1 (ou P_2), fragment.

Provenance et âge : Carrière dite « Grauves », bien qu'elle se trouve sur la commune de Cuis, et carrière de Cuis, toutes les deux situées au sud d'Épernay (Marne). Fin de l'Éocène précoce (Cuisien).

Discussion

Les deux molaires GR 7652 et GR 10015 sont de taille presque identique, mais elles diffèrent l'une de l'autre à plusieurs égards. GR 10015 est plus pincée en son milieu, en vue occlusale, tandis que GR 7652 est plus carrée. Le métastyle de GR 10015 est plus développé, à la fois labialement et dans le sens antéro-postérieur ; il forme un auricule sur GR 7652. Par contre, le parastyle de GR 10015 s'étend moins loin labialement que chez GR 7652, mais davantage vers l'avant. Ces deux dents, pourtant, avec leur forme essentiellement subcarrée, semblent attribuables au genre *Heterohyus*. En ce qui concerne la postprotocrista, elle est forte, mais émoussée, limitant un bassin du trigone petit mais profond ; le paraconule est crestiforme.

GR 10015 rappelle en fait de façon frappante la M^2 d'Avenay, Av 5019, tout en étant un peu plus grande ; on y retrouve le même pincement, un contour labial très semblable, la même postprotocrista élevée. Ces deux dents représentent certainement des espèces étroitement apparentées.

Parmi les espèces de l'Éocène moyen et supérieur, celle qu'évoquent le plus les deux M^2 de Grauves est *H. gracilis* (attribution *fide* SIGÉ, 1975 : 659) de Bouxwiller ; mais celle-ci n'est représentée que par une seule M^2 en bon état. Cette dent, BCHS 632-1 (collections de Bâle, Suisse), n'est que légèrement plus grande que GR 10015 et GR 7652, mais elle s'en distingue par l'absence quasi totale de métastyle ; en outre, elle est plus allongée transversalement. Bien qu'elle ait subi quelque usure, le bassin du trigone et le lobe de l'hypocône y sont moins largement séparés. Il existe donc une très nette distinction, certainement de valeur spécifique, entre cet échantillon et ceux de Grauves.

Une autre molaire supérieure, Cui 3-Dc, est brisée tout le long de son côté labial ; elle est néanmoins nettement plus grande que les deux dents discutées ci-dessus et s'en distingue par son lobe de l'hypocône plus étendu vers le côté labial. À cet égard elle ressemble à BCHS 632-1 (*H. gracilis*), bien que celle-ci soit plus petite ; mais l'absence du bord labial de Cui 3-Dc élimine toute possibilité d'un rapprochement systématique certain.

Une P_1 (ou P_2) partielle, GR 7872, ne conserve que la lame verticale et la partie antérieure de la couronne. En vue occlusale, elle est presque rectangulaire, le bord antérieur n'étant pas très arrondi, et étant perpendiculaire aux côtés de la dent. La lame verticale est de hauteur modérée, moindre que celle de l'échantillon figuré par WEST (1973*b*, fig. 13). Il n'est pas question pour le moment d'essayer de grouper cette dent avec l'une ou l'autre de celles décrites ci-dessus.

M^2	Lo	la
GR 10015	2,9	3,25
GR 7652	2,8	3,2
Cui 3-Dc	3,4	—

Incisive inférieure	Ht	la
GR 94-L	3,7	2,1
GR 95-L	4,1	2,4

P_1 (ou P_2)	Lo	la
GR 7872	—	1,4

Des deux incisives inférieures de Grauves, l'une, GR 95-L, est bien plus grande que l'autre, GR 94-L ; d'après leur couronne, démunie de serrations ou de tubercules, ces dents sont rapportables à *Heterohyus*. Ni l'une ni l'autre, pourtant, ne présente l'incurvation de la racine caractérisant les incisives des espèces d'*Heterohyus* plus tardives. La surface ventrale en est bien courbe, mais le contour dorsal reste rectiligne ; chez GR 95-L, cependant, on remarque une légère élévation de l'extrémité postérieure, indiquant le début d'une courbure dorsale. Toutes les deux sont trop usées pour nous permettre de savoir si l'émail couvrait ou non toute la couronne.

Pour nous aider à reconnaître les P_4 inférieures d'Apatémyidés, nous avons disposé de celles d'*Apatemys* (« *Teilhardella* ») *chardini*, PU 13236, *Apatemys* (« *T.* ») *whitakeri*, AMNH 48004 (type), *Apatemys bellus*, AMNH 11425, *Apatemys bellulus*, AMNH 12048,

et *Apatemys* sp. (Bitter Creek), UC 92901. Ces dents sont en effet implantées sur des mandibules et associées à une ou plusieurs molaires. Mais cette dent présente une remarquable variabilité ; non seulement le nombre des racines varie, mais la couronne peut être longue ou courte, étroite ou large, basse ou élevée.

Devant cette variété et le peu de matériel disponible susceptible de représenter les P_4, nous avons renoncé à proposer des déterminations qui risqueraient fort d'être inexactes.

Pour identifier les P^4 supérieures, nous avons *Apatemys* sp., YPM 15267 (Éocène moyen, Bridger) et *Apatemys* sp., AMNH 48999 (Éocène inférieur, Wasatch). Dans la faune d'Avenay il semble possible d'identifier, au moins à titre provisoire, Av 7174 et Av 48-Ph comme des P^4 d'Apatémyidés ; mais il ne nous est pas encore possible de dire s'il s'agit d'*Apatemys* ou d'*Heterohyus*. Ces dents portent un tubercule labial assez gros, précédé d'un très petit cuspide, et suivi d'un autre plus grand, situé à l'extrémité postérieure de la dent. Lingualement, le lobe du protocône, étant décalé vers l'arrière par rapport au paracône, se détache nettement. Ces dents ne ressemblent pas parfaitement aux deux échantillons nord-américains et diffèrent également entre elles, mais nous ne savons pas si cette différence traduit un isolement spécifique ou générique.

Av 7174 : Lo 1,4 ; la 1,3. — Av 48-Ph : Lo 1,6 ; la 1,5.

CONCLUSIONS

Nous avons pu constater, au cours de cette étude, que le genre *Apatemys* a connu son épanouissement en Europe occidentale dès le début de l'Éocène. Une espèce en particulier, *Apatemys mutiniacus*, déjà relativement abondante à Mutigny, semble avoir persisté, avec peu de changements, au moins jusqu'à la fin de l'Éocène inférieur (elle a été reconnue dans les Sables du Cuisien supérieur à Gland/Brasles ; collection Louis). D'une autre espèce, de taille minuscule, *Apatemys sigogneaui*, nous avons relevé la première trace à Pourcy, pour la retrouver à Mutigny et à Avenay. D'autre part à Mutigny existe une troisième espèce, et à Rians une quatrième. Si l'on ajoute celles de Dormaal, nous n'aurons encore qu'une faible idée de ce qu'à dû être l'épanouissement de ce groupe sur le continent européen à cette époque.

Malgré le peu de données que nous possédons sur chacune des espèces décrites ici, il est possible de formuler quelques propositions concernant les liens qui les unissent. *Apatemys* n. sp. I de Mutigny est étroitement apparentée à la forme dominante du même gisement, *Apatemys mutiniacus*, si même elle n'en est pas seulement une variante un peu extrême. Toutes les deux semblent affines à l'espèce pauvrement représentée à Dormaal par *Apatemys* sp. Le troisième élément de Mutigny, *Apatemys sigogneaui*, se situe bien à part des autres espèces. *A. teilhardi* de Dormaal est également sans parenté connue, bien qu'on puisse déceler quelques indications d'une liaison indirecte avec l'espèce de Rians, ou même avec *Heterohyus*.

De même les rapports phylogéniques entre les diverses formes d'*Heterohyus* sont actuellement flous, faute, là encore, d'un matériel adéquat. La molaire la plus anciennement connue de ce genre, celle de Mutigny, est une dent inférieure. Elle ressemble de façon frap-

pante à celles d'une espèce de Condé-en-Brie, mais les molaires supérieures de cette dernière sont allongées transversalement, d'une façon qui contraste avec ce que l'on connaît chez *Heterohyus*. Les premières molaires supérieures présentant le contour subcarré constant chez *Heterohyus* n'apparaissent qu'avec la grande espèce d'Avenay. Cette dernière annonce déjà les lignées qui se diversifieront plus tard dans l'Éocène [1]. Ne connaissant pas de molaire supérieure attribuable à l'*Heterohyus* de Mutigny, il nous est impossible d'aller plus loin dans les suppositions concernant le rôle de ce taxon dans le développement du genre.

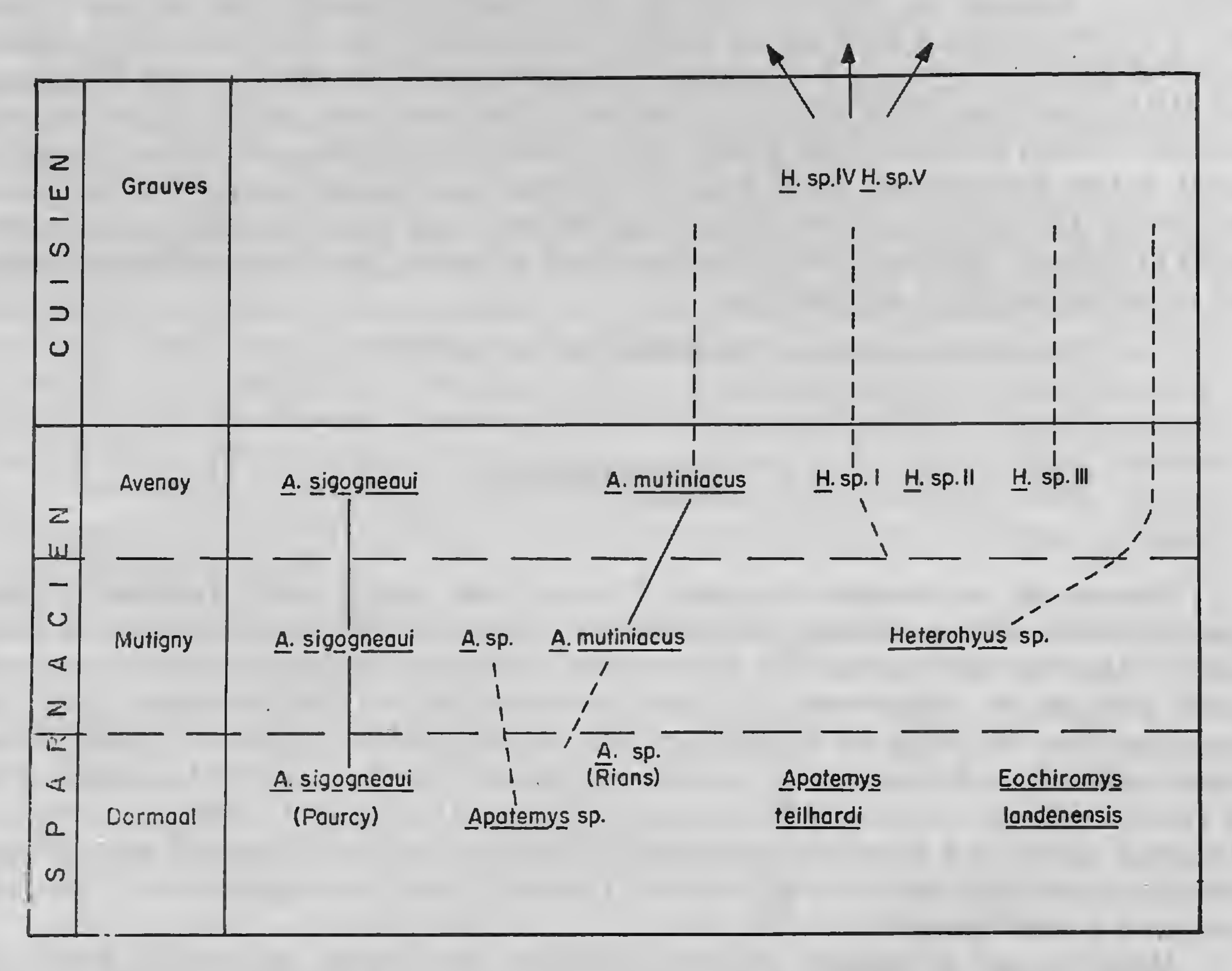


Fig. 4. — Situation stratigraphique des Apatémyidés de l'Éocène inférieur d'Europe et leurs rapports possibles.

Nous ne pourrons déterminer si les échantillons de Mutigny ou d'Avenay sont des espèces primitives ou évoluées par rapport à celles que nous connaissons dans les gisements plus tardifs que lorsque nous disposerons d'un matériel beaucoup plus important ; pour le moment, nous les considérons comme plus primitifs.

1. Mais les molaires supérieures d'*Apatemys mutiniacus* de Mutigny avaient également un contour subcarré. Faut-il penser qu'elles sont, elles aussi, proches de la souche d'*Heterohyus* ? La morphologie des dents inférieures, pourtant, contredit cette hypothèse.

Remerciements

Cette étude, qui fait partie de la série consacrée à l'Éocène inférieur de France, est basée en grande partie sur les fouilles faites en commun par l'Université de Californie à Berkeley et l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, subventionnées par les bourses G-13425 et GB-426 de la National Science Foundation.

Les auteurs sont reconnaissants à M. Sartenaer de les avoir autorisés à revoir le matériel de l'Institut royal d'Histoire naturelle de Bruxelles. Ils tiennent également à remercier de leur bienveillance les personnes qui leur ont prêté de nombreux fossiles de leurs collections particulières : MM. Braillon, Dégremont, Gicase, Wouters et Girardot (collection Crochard-Herman-Girardot) ; ainsi que MM. R. Kandaroun et D. Serrette pour les photographies, Mme F. Pilard pour la préparation des planches et Mme J. Seurin pour les frappes successives du manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Butler, P. M., 1972. — The problem of Insectivore classification. *In* : Studies in Vertebrate Evolution. Oliver & Boyd, Edinburgh, p. 253-265, 6 fig.

Delson, E., 1971. — Fossil Mammals of the Early Wasatchian Powder River local fauna, Eocene of Northeast Wyoming. *Bull. Am. Mus nat. Hist.*, **146** (4) : 307-364, 24 fig., 15 tabl.

Filhol, H., 1890. — Description d'un nouveau genre d'Insectivore des Phosphorites du Quercy *Bull. Soc. philomath. Paris*, (8) **2** : 174-175, 3 fig.

Gazin, C. L., 1955. — A review of the Upper Eocene Artiodactyla of North America. *Smithson. Misc. Collns*, **128** (8) : 1-96, 18 pl., 1 tabl.

— 1958. — A review of the Middle and Upper Eocene Primates of North America. *Id.*, **136** (1) : 1-112, 14 pl., 1 tabl.

— 1962. — A further study of the Lower Eocene mammalian faunas of Southwestern Wyoming. *Id.*, **144** (1) : 1-98, 1 fig., 14 tabl.

Gervais, P., 1848-52. — Zoologie et paléontologie françaises. A. Bertrand, Paris.

Gingerich, P. D., 1976. — Cranial anatomy and evolution of early Tertiary Plesiadapidae. *Univ. Mich. Papers Paleont.*, nº 15 : 1-116.

Guthrie, D. A., 1967. — The mammalian fauna of the Lysite Member, Wind River Formation, (Early Eocene) of Wyoming. *Mem. Sth. Calif. Acad. Sci.*, **5** : 1-53, 36 fig., 29 tabl.

— 1971. — The mammalian fauna of the Lost Cabin Member, Wind River Formation (Lower Eocene) of Wyoming. *Ann. Carneg. Mus.*, **43** (4) : 47-113, 22 fig., 39 tabl.

Heller, F., 1930. — Die Säugetierfauna der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle. *Jb. Helleschen Verbandes*, **9** : 13-41, 5 pl.

Jepsen, G. L., 1930. — New vertebrate fossils from the Lower Eocene of the Bighorn Basin, Wyoming. *Proc. Am. Phil. Soc.*, **69** : 117-131, 4 pl.

— 1934. — A revision of the American Apatemyidae and the description of a new genus, *Sinclairella*, from the White River Oligocene of South Dakota. *Id.*, **74** : 287-305, 4 fig., 3 pl.

Krishtalka, L., C. C. Black & D. W. Riedel, 1975. — Paleontology and geology of the Badwater Creek area, Central Wyoming. Part 10. A late Paleocene mammal fauna from the Shotgun Member of the Fort Union Formation. *Ann. Carneg. Mus.*, **45** (9) : 179-212, 2 fig., 8 pl.

McKenna, M. C., 1960. — Fossil Mammalia from the Early Wasatchian Four Mile fauna, Eocene of Northwest Colorado. *Univ. Calif. Publs Geol. Sci.*, **37** (1) : 1-130, 64 fig., 10 tabl.

— 1963. — Primitive Paleocene and Eocene Apatemyidae (Mammalia, Insectivora) and the Primate-Insectivore Boundary. *Am. Mus. Novit.*, **2160** : 1-36, 5 fig.

Marsh, O. C., 1872. — Preliminary description of new Tertiary mammals. *Am. J. Sci.*, (3) **4** : 1-35.

Matthew, W. D., 1921. — *Stehlinius*, a New Eocene Insectivore. *Am. Mus. Novit.*, **14** : 1-5, 2 fig.

Matthew, W. D., & W. Granger, 1921. — New genera of Paleocene Mammals. *Am. Mus. Novit.*, **13** : 1-7.

Robinson, P., 1966. — Paleontology and geology of the Badwater Creek area, Central Wyoming. Part 3 : Late Eocene Apatemyidae (Mammalia, Insectivora) from the Badwater Area. *Ann. Carneg. Mus.*, **38** (15) : 317-320, 1 fig.

Rütimeyer, L., 1890. — Übersicht der Eocänen Fauna von Egerkingen nebst einer Erwiederung an Prof. E. D. Cope. *Verh. naturf. Ges. Basel*, **9** (2) : 1-34, 2 fig.

Scott, W. B., & G. L. Jepsen, 1936. — The mammalian fauna of the White River Oligocene. Part. I, Insectivora and Carnivora. *Trans. Am. Phil. Soc.*, **28** (1) : 1-153, 7 fig., 22 tabl.

Sigé, B., 1975. — Insectivores primitifs de l'Éocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale : Apatémyidés et Leptictidés. Coll. Intern. C.N.R.S., nº 218, Problèmes actuels de Paléontologie, 653-673, 9 fig., 2 pl. 2 tabl.

Simpson, G. G., 1929. — A collection of Paleocene mammals from Bear Creek, Montana. *Ann. Carneg. Mus.*, **19** (2) : 115-122, 4 fig.

— 1935. — The Tiffany fauna, Upper Paleocene. Part III. Primates, Carnivora, Condylarthra, and Amblypoda. *Am. Mus. Novit.*, **817** : 1-28, 14 fig.

— 1940. — Studies on the earliest primates. *Bull. Am. Mus.*, **77** : 185-212, 8 fig.

— 1954. — An Apatemyid from the Early Eocene of New Mexico. *Am. Mus. Novit.*, **1654** : 1-4, 1 fig.

Stehlin, H. G., 1916. — Die Säugetiere des Schweizerischen Eocaens, 7 Teil, 2 Hälfte. *Abh. schweiz. paläont. Ges.*, **41** : 1299-1552, 81 fig., 2 pl.

Teilhard de Chardin, P., 1921. — Les Mammifères de l'Éocène inférieur français et leurs gisements. *Annls Paléont.*, **10** : 1-116, 42 fig., 8 pl.

— 1927. — Les Mammifères de l'Éocène inférieur de la Belgique. *Mém. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, **36** : 1-33, 29 fig., 6 pl.

West, R. M., 1972. — New Late Paleocene Apatemyid (Mammalia, Insectivora) from Bison Basin, Central Wyoming. *J. Paleont.*, **46** (5) : 714-718, 2 fig., 1 tabl.

— 1973*a*. — Antemolar dentitions of the Paleocene apatemyid insectivorans *Jepsenella* and *Labidolemur*. *J. Mammal.*, **54** (1) : 33-40, 2 fig., 3 tabl.

— 1973*b*. — Review of the North American Eocene and Oligocene Apatemyidae (Mammalia, Insectivora). *Spec. Publs Mus. Texas Tech. Univ.*, **3** : 1-42, 20 fig.

Manuscrit déposé le 9 février 1979.

PLANCHE I

Apatemys mutiniacus

1. — Mu 115-L, M^1 supérieure gauche ; photo stéréoscopique, vue occlusale.
2. — Mu 6680, M^2 supérieure gauche ; photo stéréoscopique, vue occlusale.
3. — Mu 1038-L, M^3 supérieure gauche, photo stéréoscopique, vue occlusale.
4. — Mu 6332, M_1 inférieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale. Type.
5. — Mu 6332, M_1 inférieure droite, vue labiale.
6. — Mu 1059-L, M_2 inférieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale.
7. — Mu 1059-L, M_2 inférieure droite, vue labiale.
8. — Mu 149-L, M_3 inférieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale.
9. — Mu 149-L, M_3 inférieure droite, vue labiale.
10. — Mu 1066-L, I^1? supérieure gauche, vue médiane.
11. — Mu 6656, I^2? supérieure droite, vue labiale.
12. — Mu 12399, incisive inférieure gauche, vue labiale.

(Toutes × 10.)

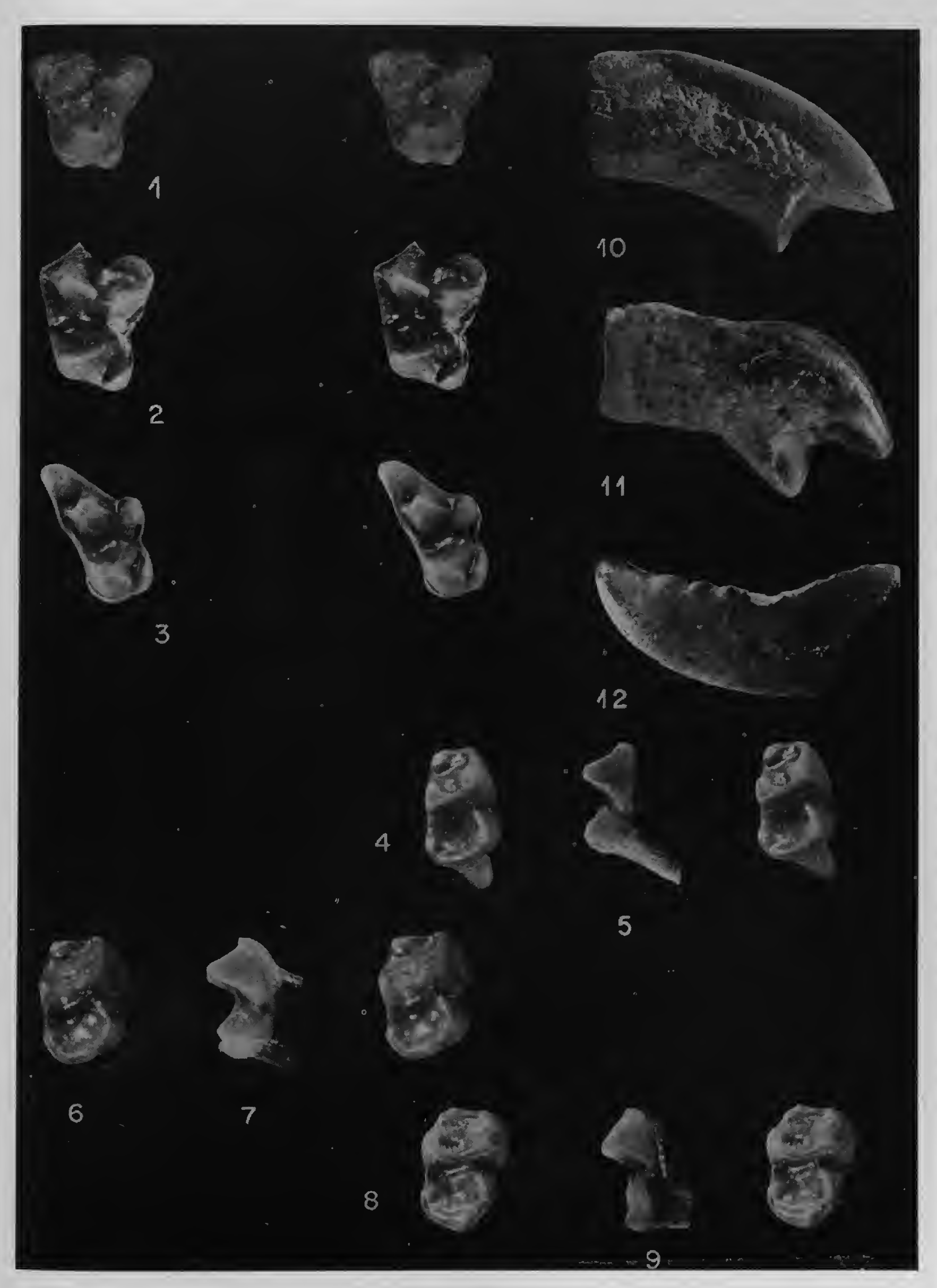


PLANCHE I

PLANCHE II

Apatemys sigogneaui n. sp.

1. — PY 125-L, M_1 inférieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale. Type.
2. — PY 125-L, M_1 inférieure droite, vue labiale.
3. — Mu 1069-L, M_2 inférieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale.
4. — Mu 1069-L, M_2 inférieure droite, vue labiale.
5. — Av 7236, P_1 (ou P_2) inférieure droite (?), vue linguale (?).
6. — Av 7236, P_1 (ou P_2) inférieure droite (?), vue labiale (?).

(Toutes × 15.)

Apatemys teilhardi

7. — CTM 1432, M^1 supérieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale.
8. — D 071, M_1 inférieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale.
9. — D 071, M_1 inférieure droite, vue labiale.
10. — CTM 1433, M_2 inférieure gauche, photo stéréoscopique, vue occlusale.
11. — CTM 1433, M_3 inférieure gauche, vue labiale.
14. — WL 1031, I^1? gauche, vue médiane.
15. — WL 1031, I^1? gauche, vue labiale.

(Toutes × 10.)

Apatemys sp. (Dormaal)

12. — DO 75, M_3 inférieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale.
13. — DO 75, M_3 inférieure droite, vue labiale.

(Toutes × 10.)

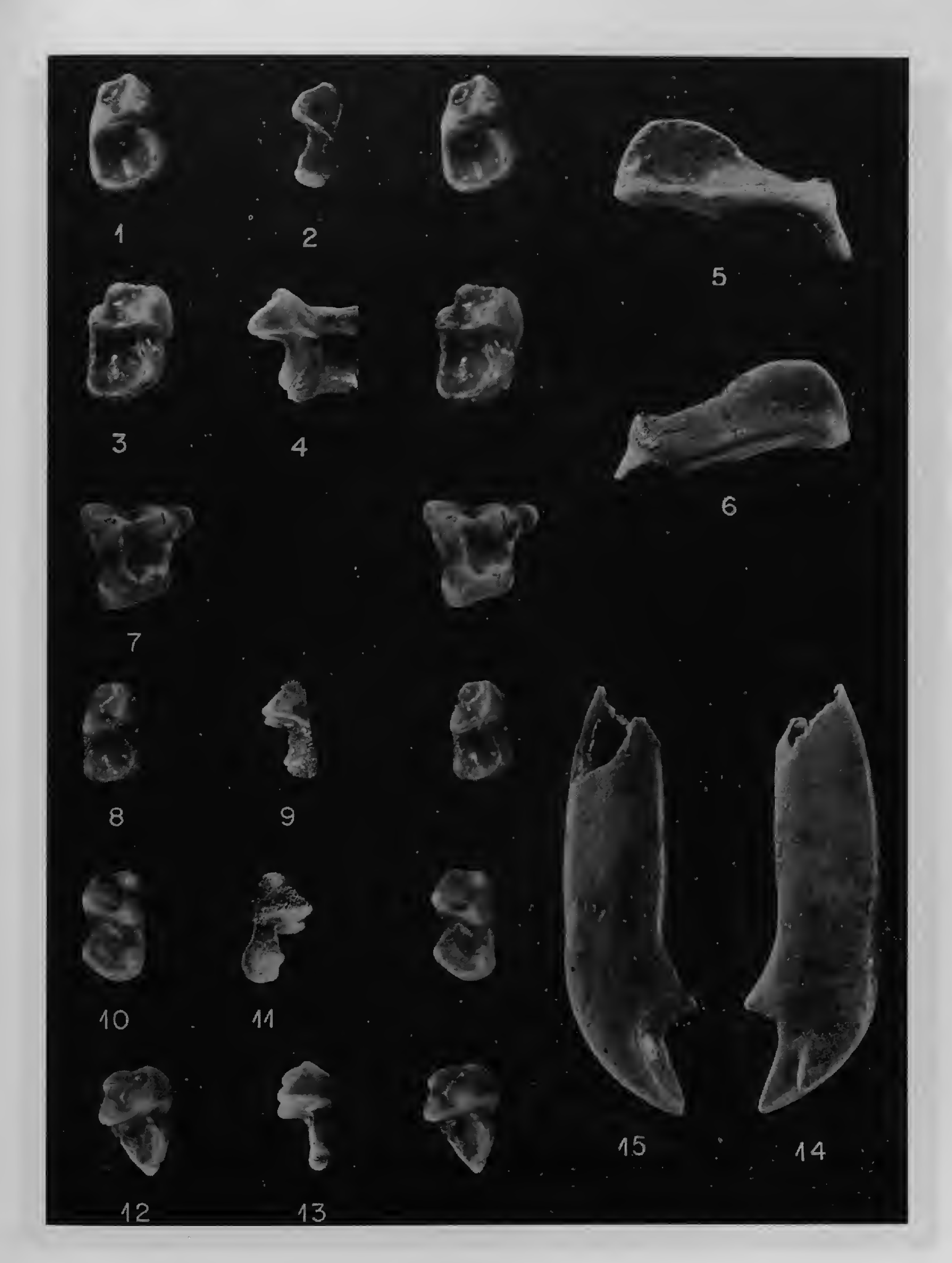


PLANCHE II

PLANCHE III

Apatemys sp.

1. — RI 239, M_1 inférieure gauche, photo stéréoscopique, vue occlusale.
2. — RI 239, M_1 inférieure gauche, vue labiale.
3. — RI 284, trigonide M_2 inférieure gauche, photo stéréoscopique, vue occlusale.
4. — Mu 453-L, M_3 inférieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale.
5. — Mu 453,-L M_3 inférieure droite, vue labiale.

Heterohyus sp.

6. — Mu 1058-L, M_2 inférieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale.
7. — Mu 1058-L, M_2 inférieure droite, vue labiale.
8. — Mu 6165, I^1? supérieure gauche, vue labiale.
9. — Mu 6392, incisive inférieure droite, vue labiale.
10. — Mu, 5648, incisive inférieure gauche, vue labiale.

(Toutes × 12.)

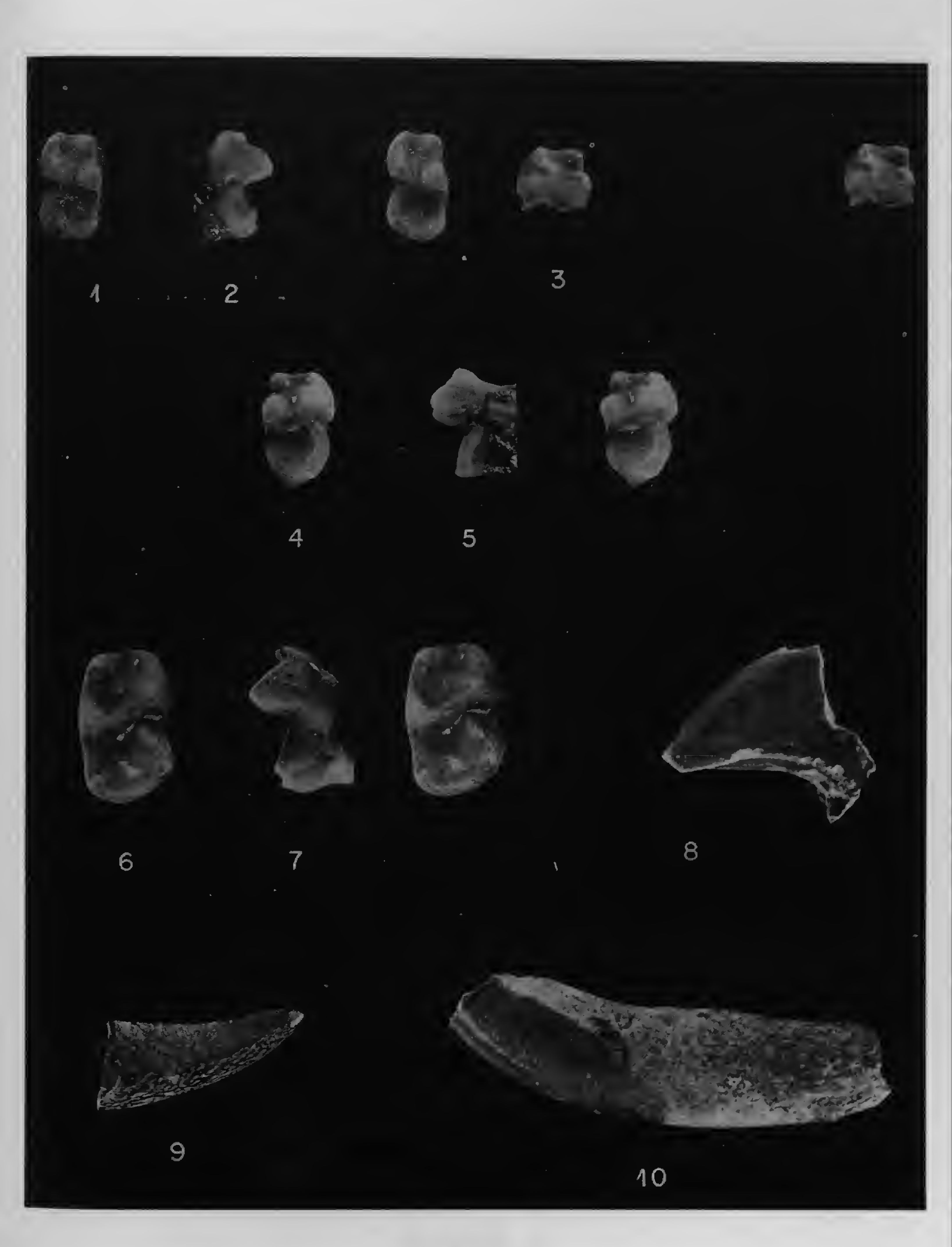


PLANCHE III

PLANCHE IV

Heterohyus sp.

1. — Av 764-Bn, M_2 inférieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale.
2. — Av 764-Bn, M_2 inférieure droite, vue labiale.
3. — Av 70-Bn, M_2 inférieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale.
4. — Av 70-Bn, M_2 inférieure droite, vue labiale.
5. — Av 116-L, M_3 inférieure gauche, photo stéréoscopique, vue occlusale.
6. — Av 116-L, M_3 inférieure gauche, vue labiale.
7. — Av 48-Ph, P^4 supérieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale.
8. — Av 6849, M^1 supérieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale.
9. — Av 66-Bn, M^1 supérieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale.
10. — Av 5019, M^2 supérieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale.

(Toutes × 10.)



PLANCHE IV

PLANCHE V

Heterohyus sp.

1. — Cui 3-De, M^2 supérieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale (× 10).
2. — GR 7652, M^2 supérieure gauche, photo stéréoscopique, vue occlusale (× 10).
3. — GR 10015, M^2 supérieure droite, photo stéréoscopique, vue occlusale (× 10).
4. — GR 95-L, incisive inférieure droite, vue labiale (× 6).



PLANCHE V

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 1, 1979,
section C, no 3 : 245-283.

Révision de quelques espèces de *Lithostrotion* des îles Britanniques décrites par Milne-Edwards et Haime (Tétracoralliaires carbonifères)

par Pierre SEMENOFF-TIAN-CHANSKY et John R. NUDDS *

Résumé. — Quelques espèces de *Lithostrotion* de Grande-Bretagne et d'Irlande sont redécrites d'après le matériel original de MILNE-EDWARDS et HAIME. Leur synonymie et leur répartition sont discutées. La position stratigraphique de *L. maccoyanum* et de *L. martini* est précisée. Les deux autres espèces, *L. portlocki* et *L. phillipsi*, sont considérées comme synonymes de *L. decipiens* (M'Coy) pour le premier et de *L. martini* M.-E. et H. pour le second.

Abstract. — Four species of *Lithostrotion* from the British Isles are redescribed on the basis of MILNE-EDWARDS and HAIME's original material. Synonymy and range of these species are discussed. Precisions on stratigraphical position of *L. maccoyanum* and *L. martini* are given. The two other species, *L. portlocki* and *L. phillipsi*, are considered as synonyms of *L. decipiens* (M'Coy) for the former and *L. martini* M.-E. and H. for the latter.

Un travail de thèse sur les Lithostrotionidae de Grande-Bretagne par l'un de nous (J.R.N.) ainsi que la découverte des types de *Lithostrotion* décrits par MILNE-EDWARDS et HAIME (à Paris, à Oxford et à Leeds) nous ont amenés à présenter ici la révision des espèces suivantes : *L. maccoyanum*, *L. portlocki*, *L. martini* et *L. phillipsi*, toutes de MILNE-EDWARDS et HAIME.

Seuls les types serviront ici à la description de ces espèces. La variabilité intracoloniale ou entre quelques colonies donnera une bonne idée de la variation de chaque espèce (sauf pour *L. portlocki*, représenté par un seul polypiérite, l'espèce tombant du reste en synonymie avec *L. decipiens* (M'Coy)).

Dans le cadre d'une monographie intitulée « The British Lithostrotionidae » une étude statistique basée sur un matériel plus abondant est en cours de préparation par l'un de nous (J. R. N.).

Les synonymies données ici sont toutes objectives. Elles ne comprennent que les références à des travaux où des spécimens-types ont été figurés, à l'exception d'une partie des ouvrages de MILNE-EDWARDS et HAIME, auteurs de ces espèces, ou de quelques références indispensables pour la clarté du texte.

* P. SEMENOFF-TIAN-CHANSKY : *Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*
J. R. NUDDS : *Department of Geology, Trinity College. University of Dublin, Dublin 2, Irlande.*

Les affinités des spécimens étudiés, de même que la synonymie et la répartition des espèces, sont discutées à la fin de chaque description.

Lithostrotionidae d'Orbigny, 1851

Lithostrotion maccoyanum Milne-Edwards et Haime, 1851
(Fig. 1, 2 ; pl. I, 2-5 ; pl. II ; pl. III ; pl. IV, 1-3)

1851. — *Lithostrotion m'coyanum* M.-E. et H., p. 444.
1852. — *Lithostrotion m'coyanum* M.-E. et H., p. 195, pl. 42, fig. 2, 2a, 2b.
1860. — *Lithostrotion m'coyanum* M.-Edwards, p. 431.
1937. — *Lithostrotion mccoyanum* M.-E. et H. ; Yü, p. 43, pl. XI, fig. 4 a, b seulement (non pl. XII, fig. 1 a, b).
1943. — *Lithostrotion maccoyanum* M.-E. et H. ; Smith et Yü, p. 46, 59, pl. VIII, fig. 3.
1975. — *Lithostrotion maccoyanum* M.-E. et H. ; Nudds, p. 121, pl. 3, fig. 1-3 ; pl. 4, fig. 1-4.

Échantillons originaux

Dans la collection Milne-Edwards (Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), un échantillon (nº Z 87 bis a), dont l'étiquette porte la mention « *Lithostrotion maccoyanum*, Carbonifère, Oswestry », correspond à la figure donnée par Milne-Edwards et Haime (1852 : 42, fig. 2a).

Même si le contour de la colonie a été manifestement modifié par le dessinateur, il n'y a aucun doute qu'il s'agit de l'échantillon dont la face proximale est représentée par la figure 2a (pl. 42). En effet, compte tenu de l'inversion due à la lithographie, on retrouve plusieurs traits identiques ou ressemblants (voir ici pl. I, 3) :

— la face proximale est aplatie, montrant les polypiérites rayonnant autour de l'apex de la colonie ;
— deux bourrelets circulaires se trouvent approximativement à 2 et 4 cm de l'apex ;
— les limites de certains polypiérites présentent la même disposition.

Cet échantillon provenant de l'une des deux localités mentionnées dans la description originale (M.-Edw. et H., 1851 : 444), est l'un des syntypes. Étant figuré, nous le désignons ici comme lectotype (voir Nudds, 1975 : 121).

Deux lames transversales, quatre longitudinales ainsi que trois lames ultra-minces ont été pratiquées dans le lectotype (Z 87 bis a T_1, T_2, L_{1-4} et LFP 1-3).

Trois autres spécimens sont conservés à l'Institute of Geological Sciences, Leeds, Angleterre : nº GSM 36900 (et 4 lames du même : PF 687-90), 36901 et 36902. Ils étaient précédemment conservés au Geological Survey à Londres où ils avaient vraisemblablement été examinés par Milne-Edwards et Haime (d'après une communication de Mr. M. Mitchell). Provenant également d'Oswestry ils peuvent donc être considérés comme syntypes.

Parmi ces derniers, le spécimen GSM 36900 a été décrit et figuré par Yü (1937 : 108,

pl. XI, fig. 4 a et 4 b (PF 689)), puis par Smith et Yü (1943 : VIII, fig. 3 (PF 688)). Les lames PF 688 et 689 ont été figurées par Nudds (1975 : 3, fig. 2, 3). La lame PF 689 est figurée ici (pl. IV, 1). Les caractères morphologiques et numériques de cet échantillon sont identiques à ceux du lectotype.

Les spécimens GSM 36901 et 36902 n'étaient pas sectionnés. M. Mitchell a bien voulu faire des polissages et nous communiquer ses observations. L'échantillon 36902 a 10 à 11 septes majeurs visibles en coupe et un total de 22 à 24 septes à la surface calicinale. Il semble être très voisin des spécimens Z87 bis a et 36900. Le syntype de Paris étant le lectotype, les syntypes GSM 36900 et 36902 de Leeds sont des paralectotypes.

En revanche, le syntype GSM 36901 possède 12 à 15 septes de chaque ordre et semble appartenir plutôt à *L. decipiens* (M'Coy).

Les syntypes décrits par Milne-Edwards et Haime en provenance de leur deuxième localité (Matlock, Derbyshire) n'ont pas été retrouvés.

Description du lectotype

Morphologie externe

Colonie cérioïde, de forme gibbeuse, ayant 5 cm de hauteur maximale, 8 cm de largeur et 10,5 cm de longueur.

La face proximale aplatie montre les polypiérites rayonnant autour de l'apex de la colonie. Celui-ci, fortement excentré, est situé au milieu d'un monticule formé par les stades initiaux de la colonie. Les limites entre les polypiérites sont soulignées par des pans de muraille intercalicinale entre lesquels l'holothèque s'est plus ou moins affaissée, ayant subi un écrasement partiel. L'holothèque est pourvue de rides transversales très fines (0,1 mm) par endroits, ou passant au contraire à des bourrelets dont l'intervalle est de l'ordre du millimètre. L'holothèque est recourbée vers le haut tout autour du polypier, la colonie est donc entière.

La face distale, de topographie irrégulière, est traversée en diagonale par un vaste bombement de forme allongée (pl. I, 2).

Les calices, bien conservés dans l'ensemble, sont des polygones à 3 ou 4 côtés dans les stades jeunes et 5 ou 6 dans les stades adultes, de 2 à 4,5 mm de diagonale, limités par une muraille proéminente. Le plateau calicinal, subhorizontal, est déprimé entre la muraille et la stéréozone interne. Celle-ci forme un bourrelet qui délimite une fossette calicinale circulaire de 1 à 1,5 mm de diamètre et d'environ 0,2 mm de profondeur, du fond de laquelle s'élève la columelle plus ou moins proéminente (pl. I, 4-5). Les septes présentent des sinuosités par endroits caréniformes et sont épaissis vers l'intérieur, ce qui provoque le bourrelet entourant la fossette. La dissépithèque contribue également à la formation de ce bourrelet.

Coupes transversales

Polypiérites en forme de polygones peu réguliers, possédant 4 à 7 côtés, le plus souvent 5 ou 6. Muraille intercalicinale sinueuse. Les parties des sinuosités convexes vers l'axe du polypiérite correspondent le plus souvent aux points d'insertion des septes, ceux-ci étant généralement alternés de part et d'autre de la muraille.

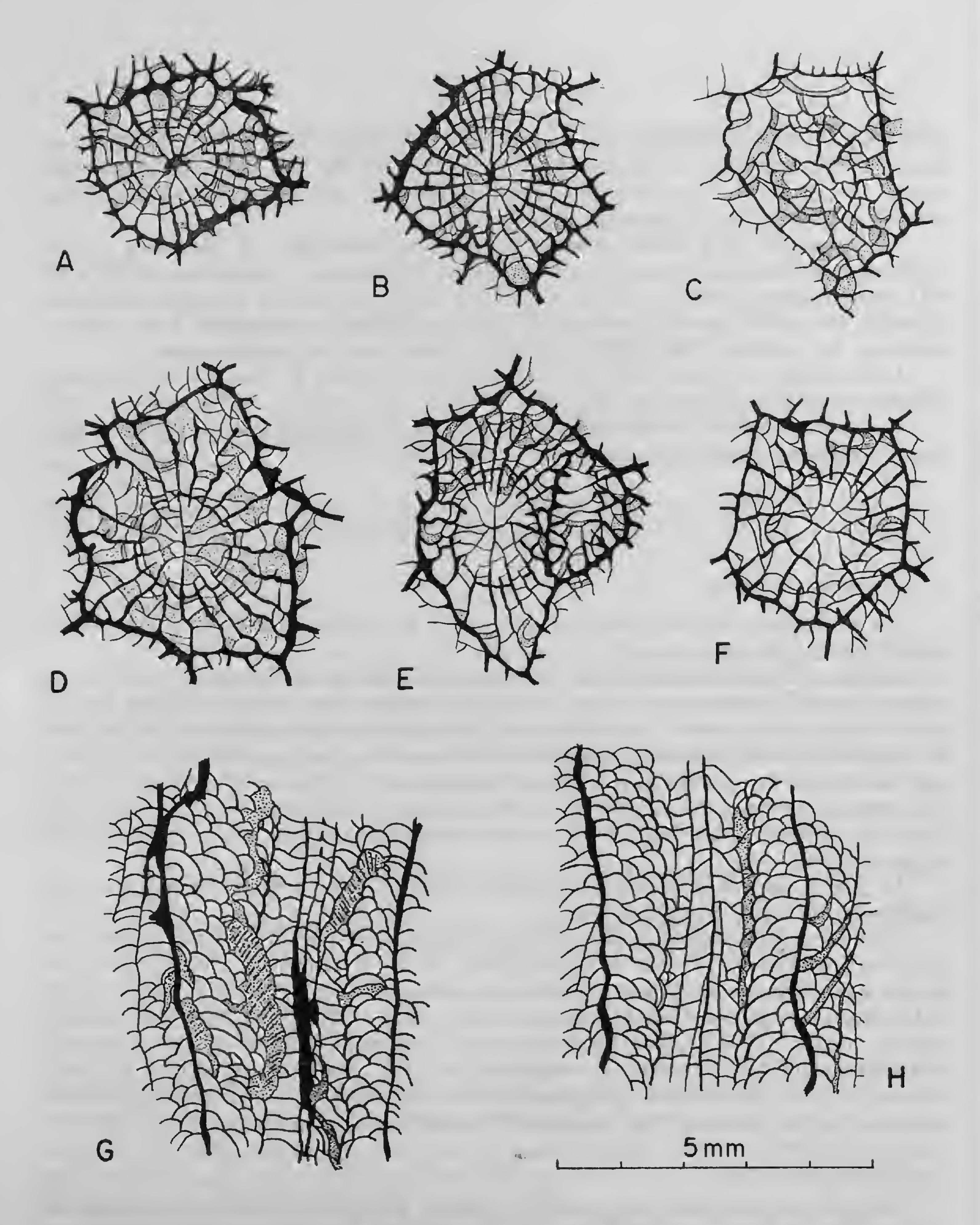


FIG. 1. — *Lithostrotion maccoyanum* M.-E. et H., 1851. (Éch. IP Z 87 bis a, lectotype.)

A-E : polypiérites de la coupe transversale T_1 montrant différentes formes de columelle, des dissépiments lonsdaléioïdes (C) et un exemple de bourgeon (E) ; F : polypiérite de la coupe transversale T_2 ; G : coupe longitudinale L_2 (exemple de columelle épaisse ; remarquer la direction des trabécules dans les sections des septes ; certains dissépiments sont en position horizontale ou même déversée) ; H : coupe longitudinale L_4 (columelle mince et planchers souvent complets).

La muraille est du type « double », constituée de deux parties sécrétées d'une manière centripète de part et d'autre d'une ligne sombre médiane visible presque partout (pl. II, 2).

Septes au nombre de 10 × 2 à 12 × 2 dans les stades adultes (3 à 4 mm de diamètre), le nombre le plus fréquent étant de 11 × 2. Dans les stades intermédiaires entre les bourgeons et les stades adultes (diamètre 1,75 à 3 mm), le nombre de septes varie de 8 × 2 à 10 × 2.

Les septes des deux ordres traversent le dissépimentarium où ils sont sinueux et épaissis. Leur épaisseur augmente légèrement vers le bord interne du dissépimentarium. La stéréozone non compacte qui en résulte forme, avec les dissépiments les plus internes, le bourrelet qui limite la fossette calicinale, visible à la surface du polypier.

Les septes mineurs dépassent d'environ 0,25 mm les dissépiments les plus internes. Les septes majeurs traversent le tabularium où ils sont amincis ; ils atteignent la columelle ou butent contre la lame axiale en dehors de sa partie renflée, ou encore contre un autre septe majeur.

De l'une ou l'autre de ces façons et dans presque tous les polypiérites, les septes majeurs sont donc reliés à la structure axiale. Dans certains cas ce fait n'apparaît pas à première vue, et notamment sur les photos, les extrémités internes des septes majeurs étant à peine visibles tant elles sont minces.

Cependant, dans quelques polypiérites les septes majeurs sont en retrait de l'axe, la tendance diphyphylloïde étant plus marquée dans les rares cas où la columelle disparaît (pl. II, 1).

Notons toutefois qu'il s'agit là d'un phénomène asymétrique, sans doute différent d'une tendance diphyphylloïde habituelle. Il concerne non seulement la columelle mais aussi une partie du marginarium qui peut être plus ou moins dégénéré ou disparaître d'un côté du polypiérite. Cela est visible en coupes transversale (pl. II, 1 en bas à droite) et longitudinale (pl. III, 2). Dans le paralectotype GSM 36900, cette dégénérescence s'accompagne de la formation de dissépiments lonsdaléioïdes (voir plus loin).

La columelle est une lame de faible épaisseur (0,1 à 0,25 mm), rectiligne (fig. 1 D, E) ou plus souvent sinueuse, reliée par ses extrémités à deux septes majeurs, probablement les septes cardinal et antipode. Les autres septes majeurs qui fusionnent avec la columelle, accentuent les sinuosités de ses contours et lui donnent une allure arachnoïde (fig. 1 A, B). Elle présente rarement une forme en amande régulière comme dans bien d'autres *Lithostrotion.*

La faible épaisseur de la columelle proprement dite, vue en coupes transversales, contraste avec la forte baguette proéminente qu'elle forme avec les extrémités axiales des septes à la surface du polypier (pl. I, 4).

La largeur du dissépimentarium varie de 0,5 à 1,5 mm avec le diamètre du polypiérite, comblant l'espace compris entre le tabularium, dont le diamètre est relativement stable, et la muraille intercalicinale.

On observe de 2 à 4 rangées de dissépiments simples, tantôt droits ou légèrement concaves vers l'axe, tantôt convexes vers l'axe, plus rarement entrecroisés.

Leur faible concavité et la fréquence relative de la forme convexe (vers l'axe) est en rapport avec leur disposition peu inclinée ou même déversée vers la périphérie, en coupe longitudinale.

A la périphérie des polypiérites, les dissépiments sont tantôt perpendiculaires aux

septes, tantôt obliques ou tangentiels par rapport à ceux-ci. Les plus internes, peu ou pas épaissis, se distinguent plutôt par une couleur plus sombre due à leur position verticale. Vus en lames minces, les dissépiments verticaux offrent en effet un obstacle plus grand au passage de la lumière que les dissépiments inclinés (pl. II et IV, fig. 1). La rangée de dissépiments internes forme une dissépithèque [1] circulaire entourant le tabularium.

Des dissépiments lonsdaléioïdes se présentent sporadiquement à la périphérie de quelques polypiérites.

Le diamètre du tabularium varie de 1,25 à 1,5 mm, les limites extrêmes étant de 1 mm dans certains stades jeunes et de 1,6 mm dans quelques rares polypiérites adultes. La moyenne sur 25 mesures est de 1,40 mm.

Coupes longitudinales

Le marginarium comprend des dissépiments petits et globuleux ou plus ou moins allongés, dont la taille varie de 0,3 à 1 mm environ.

Leur inclinaison vers l'intérieur est faible dans l'ensemble, de l'ordre de 30° sur l'horizontale. Les branches internes des dissépiments les plus axiaux se recourbent à la verticale pour former la dissépithèque. Les branches externes de certains dissépiments sont fortement recourbées vers la périphérie, et, par endroits, les dissépiments périphériques eux-mêmes sont inclinés vers l'extérieur (fig. 1 G, pl. III, 4). Cette tendance au déversement du dissépimentarium et à l'apparition de dissépiments presque en fer à cheval rappelle la disposition qu'on trouve chez certains Phillipsastraeidae.

Le tabularium comprend une série de planchers peu ou pas divisés, faiblement relevés vers la columelle contre laquelle ils butent. Cette série est parfois complétée par des planchers périphériques inclinés vers l'axe et appuyés contre les dissépiments, un peu comme des clinotabulae (fig. 1 H).

La columelle est droite et mince ou plus épaisse et irrégulière, ce qui correspond aux observations faites en coupes transversales (fig. 1 G, H). Elle ne se présente pas, comme dans nombre de *Lithostrotion*, sous forme d'une colonne épaisse et régulière.

La plupart des sections recoupent également un ou plusieurs septes majeurs parallèlement à la columelle. Le fait est dû à la difficulté d'obtenir une coupe rigoureusement axiale passant entre les septes, les polypiérites étant sinueux et non prismatiques. Il est également dû à la disposition des septes qui n'est pas régulièrement radiée à proximité de la columelle.

Les sections longitudinales des septes apparaissent sous forme de plages dont les stries vers l'intérieur et le haut indiquent la direction de croissance des septes et leur structure finement trabéculaire.

Microstructure

Les lames ultra-minces taillées dans le lectotype montrent une recristallisation considérable. Par endroits, cependant, on distingue dans ces lames transversales la « ligne sombre »

1. HUDSON (1958) a introduit le terme de dissépithèque pour désigner une muraille formée par des dissépiments épaissis. Il nous a paru judicieux de l'utiliser dans un sens plus large, les dissépiments formant la dissépithèque étant épaissis ou non. En effet, d'une part, l'étymologie du terme ne présume pas de la nature des dissépiments ; d'autre part, chez de nombreux Tétracoralliaires, le bord interne du dissépimentarium, même s'il n'est pas épaissi, constitue une sorte de muraille autour du tabularium.

de la muraille intercalicinale constituée de cristaux de plus en plus petits à mesure qu'on se rapproche du plan médian de la muraille. De part et d'autre de cette « ligne » s'insèrent des bouquets de fibres entre les gros cristaux dus à la diagenèse.

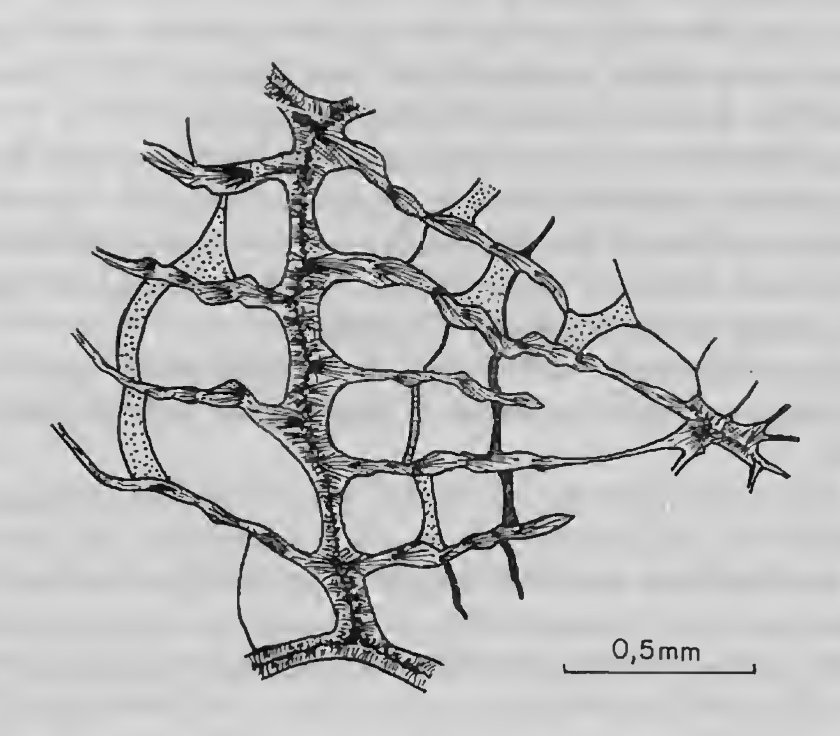


Fig. 2. — *Lithostrotion maccoyanum* M.-E. et H., 1851. (Éch. IP Z 87 bis a, lectotype.) Interprétation de la microstructure vue en coupe transversale (T_1) d'après les observations faites sur les lames L.F.P. Muraille et septes fibreux. Disposition schématique des faisceaux de fibres. Ceux des septes reflètent une structure trabéculaire.

Les septes semblent être constitués de petites trabécules entièrement fibreuses, visibles en lames ordinaires dans certaines coupes longitudinales (fig. 1 G). Elles sont inclinées à environ 45°, ce qui explique la structure en bouquets de fibres successifs, visible en coupes transversales (fig. 2).

Bourgeonnement

Les deux coupes transversales pratiquées dans le lectotype montrent une douzaine de points de gemmation ou de bourgeons bien formés, qui permettent d'examiner les principaux stades du bourgeonnement (5 stades visibles sur la figure 1, pl. II).

Le processus est le même que celui décrit par R. K. Jull (1965 : 218-220, fig. 6/1 a-m) dans un *Lithostrotion* cérioïde du Viséen supérieur (D_2) d'Anglesey, attribué à *Lithostrotion* cf. *portlocki* (Bronn).

On retrouve les modifications du dissépimentarium, l'insertion de nouveaux septes et la formation de la muraille séparant le bourgeon du parent, telles que les a décrites R. K. Jull.

Il s'agit donc d'une gemmation latérale typique d'un *Lithostrotion* cérioïde à dissépiments peu développés. Du reste, l'espèce décrite par R. K. Jull est à notre avis proche de *L. maccoyanum*. Elle n'en diffère que par un diamètre un peu plus grand des polypiérites et du tabularium, les autres caractères étant similaires : nombre et forme des septes, disposition des dissépiments.

Zones de cassure

Les coupes longitudinales présentent des bandes plus ou moins perpendiculaires aux polypiérites, dans lesquelles les éléments de la structure du polypier sont écrasés ou fractionnés. A première vue, il semblerait qu'on soit en présence d'un phénomène de compression post-mortem comparable à celui décrit par Salée (1911) pour des polypiers solitaires du Marbre noir de Denée (Viséen inférieur, Belgique).

Toutefois, en analysant ces zones de plus près, on peut voir que des murailles, septes, planchers et dissépiments, appartenant à la partie du polypier qui se trouve au-dessus de la zone d'écrasement, reposent sur des éléments de la partie inférieure, sans avoir subi aucun dommage. On observe même par endroits, une continuité du dissépimentarium de part et d'autre d'une zone de fracture (pl. IV, 2-3).

Ces faits prouvent clairement qu'il s'agit de détériorations que le polypier a subies durant sa vie, les polypes ayant entièrement reconstitué un squelette normal par-dessus la zone endommagée.

Les causes les plus probables de ces dégâts sont d'origine biologique ou hydrodynamique. Dans le premier cas il pourrait s'agir d'un prédateur qui aurait brouté le squelette et les polypes sans tuer ces derniers, capables par la suite de reconstruire le polypier.

Dans le deuxième cas, plus vraisemblable, le polypier aurait été périodiquement endommagé par l'action des vagues, comme le sont actuellement les colonies vivant au bord des récifs.

De toutes façons, le phénomène observé prouve qu'il vivait dans une zone très peu profonde, probablement interdidale, et qu'il était soumis à l'assaut des marées et des vagues.

Autres spécimens

Les paralectotypes sont identiques au lectotype par leurs dimensions et le nombre de septes. Le spécimen GSM 36900 a des polypiérites adultes de 2×3 à $3 \times 4{,}5$ mm de diamètre et 10 à 11 septes majeurs. Le spécimen GSM 36902 a également 10 à 11 septes majeurs, mais on compte jusqu'à 12×2 septes dans certains calices à la surface de l'échantillon.

Les lames minces du spécimen GSM 36900 montrent des caractères morphologiques très voisins de ceux du lectotype (pl. IV, 1). Les septes sont dans l'ensemble plus épais et plus sinueux. La variabilité intracoloniale est très similaire. Certains polypiérites possèdent une columelle relativement épaisse, d'autres n'ont qu'une lame peu épaisse reliée aux bords axiaux des septes majeurs. Quelques-uns n'ont aucune columelle. Il s'agit alors de stades diphyphylloïdes à dégénérescence asymétrique du septarium et du marginarium comparable à celle du lectotype et accompagnée de la formation de grands dissépiments lonsdaléioïdes (pl. IV, 1).

Localité et position stratigraphique des spécimens-types

La localisation fournie par Milne-Edwards et Haime n'est pas précise. Dans les environs d'Oswestry (Salop, Angleterre), le Carbonifère inférieur affleure à l'ouest de cette

ville, dans de nombreuses carrières en activité ou abandonnées, ou encore en affleurements naturels. On ne peut donc dire d'où provient exactement le spécimen.

Le Carbonifère inférieur de cette région fait partie de la terminaison méridionale de l'affleurement Nord-Gallois. Transgressif vers le sud, ce Carbonifère y a perdu une grande partie de son épaisseur. Les couches de base (*Basement Beds*), le *Lower Grey Limestone*, le *Brown Limestone* et le *White Limestone* (qui forment la moitié inférieure du Carbonifère inférieur plus au nord dans la région de Llangollen) manquent complètement près d'Oswestry où l'ensemble des *Carboniferous Limestone Series* atteint tout au plus une épaisseur de 300 m. Cet ensemble comprend le *Lower Limestone*, d'âge asbien, surmonté par le *Upper Grey Limestone* brigantien (calcaires vaseux finement lités très fossilifères et shales) et le *Sandy Limestone* (alternance de calcaires sableux, de grès calcareux et de shales). *L. maccoyanum* n'a été trouvé dans cette région que dans le *Upper Grey Limestone*.

Les trois syntypes étudiés ici sont donc vraisemblablement du Brigantien (D_2) des environs d'Oswestry.

Diagnose complétée de *Lithostrotion maccoyanum*

Compte tenu de la diagnose de *L. maccoyanum* proposée par l'un de nous (Nudds, 1975 : 121) et de la description que nous avons vue ci-dessus, nous proposons une nouvelle diagnose de *Lithostrotion maccoyanum* :

Lithostrotion cérioïde à polypiérites de petit diamètre (2,5 à 4,5 mm) et dont le nombre de septes majeurs est de 10 à 14. Septes majeurs atteignant la columelle peu régulière et variable en épaisseur. Deux à quatre rangées de dissépiments, légèrement concaves vers l'axe, droits ou assez souvent convexes, peu inclinés sur l'horizontale, parfois déversés. Les plus internes forment une dissépithèque peu ou pas épaisse. Diamètre du tabularium : moins de 2 mm.

Discussion
Répartition de *Lithostrotion maccoyanum*

Depuis sa première description, cette espèce a souvent été citée ou décrite dans les travaux sur le Carbonifère ou dans les listes de faunes, mais n'a pas toujours été correctement identifiée. L'une de ces premières mentions remonte à Eichwald (1860 : 561). Cet auteur a en effet décrit sous ce nom des polypiers de Mjatchkova (environs de Moscou) possédant des caractères numériques proches de *L. maccoyanum*, mais qui n'appartiennent probablement pas à cette espèce ni même au genre *Lithostrotion*. En effet, à Mjatchkova n'affleurent que les couches du même nom (Carbonifère moyen supérieur et supérieur inférieur). Or, le genre *Lithostrotion* n'a jamais été signalé si haut dans le Carbonifère.

Par ailleurs, les spécimens rapportés à *L. maccoyanum* par Thomson et Nicholson (1878, pl. 14, fig. 3) puis par Thomson (1883 : 402 ; 1887 : 385, pl. 11, fig. 5), en provenance de Cumbria et d'Écosse, ont des septes plus nombreux (jusqu'à 17) et appartiennent en fait à *L. decipiens* (M'Coy), dont les dimensions et le nombre de septes sont plus grands.

Stuckenberg (1895 : 71, pl. 13, fig. 8a-c ; 1904 : 35) a décrit *L. maccoyanum* dans l'Oural

oriental (Karpinsk, district de Sverdlovsk) et en Russie centrale (districts de Toula, Riazan, ? Novgorod). La figuration est pauvre, mais d'après la description (diamètre maximum 5 mm, nombre de septes : 10-12), il semble qu'il s'agisse bien de cette espèce.

Parmi les espèces décrites en Russie sous le nom de *L. maccoyanum*, la plus proche de la forme britannique est sans doute celle décrite par Perna (1923 : 14, pl. 1, fig. 6), dont les figures et la description des spécimens de l'Oural méridional (Magnitnaja, dans les environs de l'actuel Magnitogorsk, district de Tcheliabinsk), correspondent bien à celles de Milne-Edwards et Haime.

L. maccoyanum donbassica, sous-espèce décrite par Vassiljuk (1960 : 88, pl. XXII, fig. 2, 2 a) dans le Viséen supérieur et le Namurien inférieur du bassin du Donetz, diffère de l'espèce britannique par des polypiérites et par un nombre de septes un peu plus grand (5-6 mm, 12 à 14 septes). Malgré ces différences cette forme semble être encore assez proche du groupe *L. maccoyanum*. *L. maccoyanum* var. *septata* Vassiljuk (1960 : 90, pl. XXII, fig. 3), du Namurien du bassin du Donetz, doit faire partie d'un autre groupe d'espèces, en raison de la morphologie aberrante de son septarium et de l'absence presque complète de dissépiments.

L. columellata columellata Dobroljubova (1958 : 165, fig. 29, 30, pl. XXVI, fig. 1, 2), du Viséen moyen et supérieur (Toula et Alexin) de la Plateforme russe, est très voisin de *L. maccoyanum* par ses polypiérites de 4-5 mm, ses 13 à 14 septes et le faible diamètre du tabularium. Certains spécimens (*ibid.* : 166, fig. 30) ne dépassant pas 4 mm sont pourvus de 10 à 11 septes et d'une endothèque semblable à celle de *L. maccoyanum*. Ils sont quasi identiques à l'espèce de Grande-Bretagne. Au demeurant, Dobroljubova (p. 163) souligne bien les affinités de *L. columellata* avec les formes de l'Oural classées par Stuckenberg dans *L. maccoyanum*.

En URSS d'Asie, *L.* aff. *maccoyanum* a été décrit par Volkova (1941 : 36, pl. 9, fig. 7, 8) dans le Kazakhstan central. Ressemblant à *L. maccoyanum* par le diamètre des polypiérites (3 à 4 mm), cette forme se rapproche davantage de *L. decipiens* par le nombre de septes (16). De même, *L. maccoyanum* var. *kirghizica* Shchukina (Bykova, 1966 : 137, pl. XXI, fig. 8-9) du Viséen supérieur du Kazakhstan oriental et du Namurien inférieur de Kirghizie, n'est autre que *L. decipiens*.

Iwanowski (1967 : 74, fig. 22, pl. 19, fig. 2a-b) attribue à *L. maccoyanum* des polypiers du Viséen de Sibérie nord-orientale (embouchure de la Lena et monts Sette-Daban dans le Verkhojanje méridional). D'après le texte, ces échantillons, qui possèdent 12 à 13 septes pour des polypiérites de 4 à 5 mm, seraient assez proches de ceux de Grande-Bretagne. Les figures montrent cependant une forme plus voisine de *L. decipiens* (16 à 18 septes, polypiérites de 5 à 8 mm, tabularium de 3 à 4 mm).

Yü (1937 : 43, pl. 11, fig. 4a, b ; pl. 12, fig. 1a, b) a directement comparé des spécimens de la province de Kuangsi en Chine méridionale avec les paralectotypes de Leeds, et a conclu que les deux formes étaient très voisines. Celle de Chine se distingue cependant par des dimensions légèrement supérieures et des planchers souvent divisés en séries axiale et périaxiale.

Du reste, en 1934, Yü lui-même avait classé ses polypiers dans une variété distincte (*L. maccoyanum* var. *mutungense* Yü, 1934 : 91, pl. XVIII, fig. 2a-b, 3a-b) qu'on pourrait considérer comme sous-espèce. Yü (1934 : 91) y incluait également des spécimens de la province de Anhuei.

D'autres spécimens de Chine, trouvés à Chilien-Shan (province de Tsinghai) sont décrits par Lo et Zhao (1962 : 167, pl. 18, fig. 2a, b ; pl. 20, fig. 3a, b). Possédant 11 à 12 septes, ils semblent bien se rapporter à *L. maccoyanum*.

En conclusion, *L. maccoyanum* ou des formes très voisines sont donc connus en Europe occidentale, sur la Plateforme russe, dans le bassin du Donetz et dans l'Oural. Sa présenee en Asie est plus douteuse, les formes qui lui sont rapportées s'en écartant davantage, sauf peut-être celle de Chine centrale (province de Tsinghai). Enfin, d'après Sando (1974), *L. maccoyanum* n'a pas été décrit en Amérique du Nord.

En Angleterre, *L. maccoyanum* a été trouvé dans le Viséen supérieur (depuis la base de l'Asbien (= D_1) jusqu'à la base du Brigantien (= D_2). Dans les autres régions, on ne peut guère préciser le niveau d'après les aneiens auteurs. Il semble, d'après les auteurs plus récents, que cette espèce soit présente surtout dans le Viséen supérieur et peut-être aussi dans le Namurien inférieur.

« **Petalaxis** » **portlocki** (Milne-Edwards et Haime, 1851)
(Pl. I, 6-7 ; pl. IV, 4-5)

non 1848 — *Astraea portlocki* Bronn, p. 128.
1851. — *Stylaxis portlocki* M.-E. et H., p. 453.
1852. — *Petalaxis portlocki* M.-E. et H., p. 204, pl. 38, fig. 4, 4a.
1860. — *Petalaxis portlocki* M. Edwards, p. 441.

Holotype

Spécimen n° Z 86a (coll. Milne-Edwards, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris). L'étiquette originale porte la mention « Carbonifère, Pays de Galles ».

Cet échantillon correspond assez bien aux figures données par Milne-Edwards et Haime (1852, pl. 38, fig. 4, 4a). Quelques différenees peuvent être eonstatées entre l'échantillon et les figures de Milne-Edwards et Haime (voir ici les vues latérale et distale du spécimen, pl. I, 6, 7) :

— le dessinateur a simplifié et rectifié la face inférieure du bourgeon ;
— il a régularisé la face distale ;
— la figure 4 est légèrement grossie par rapport à la grandeur naturelle.

Tous les autres earactères étant identiques, il s'agit de l'holotype par monotypie, M.-Edwards et Haime (1851 : 453) ayant précisé qu'ils ne disposaient que d'un seul éehantillon.

Une lame transversale et une longitudinale ont été pratiquées dans ce spécimen dont un moulage a été fait auparavant.

Morphologie externe

Fragment de polypiérite prismatique de 22 mm de hauteur, de section pentagonale, détaché d'une colonie, pourvu dans sa partie distale d'un début de bourgeonnement latéral.

Le bourgeon qui en résulte donne à la section supérieure la forme allongée qu'on reconnaît sur la figure 4 a de Milne-Edwards et Haime (1852 : 38 ; voir ici pl. II, 7).

Bien que légèrement silicifié, l'échantillon présente sur ses 5 faces une fine striation transversale, des bourrelets un peu plus forts et des sillons longitudinaux correspondant aux septes (pl. I, 6).

L'équidistance des stries fines est de 0,1 mm. Celle des bourrelets varie de 1 à 4 mm. Les bourrelets d'une face du « prisme » correspondent rarement à ceux des faces voisines.

L'existence et la topographie de cette ornementation pose les problèmes suivants :

— les polypiérites prismatiques « détachables » de la colonie, sont-ils liés à une microstructure particulière de leur muraille, à un type particulier de conservation, ou plus simplement à leur forme régulièrement polygonale ?

— si l'on suppose que le polypiérite étudié ici était adjacent à d'autres polypiérites de la colonie, les stries et bourrelets observés à la surface sont *internes* à la muraille intercalicinale ; quel est alors le rapport entre ce type de « zonation interne » et les théories de J. W. Wells (1963) et de C. T. Scrutton (1965) sur la croissance des polypiers d'après l'ornementation *externe* de la muraille ?

La solution de ce problème dépasse le cadre de cet article et devra être recherchée à l'aide de nombreux échantillons plus complets.

Coupes transversales

Elles sont visibles sur les faces proximale et distale du fragment, sur les plans du sciage et sur la lame transversale (pl. IV, 4).

Du bas en haut de l'échantillon, le diamètre du polypiérite varie de 5 × 6 à 6 × 6,5 mm (diamètre moyen : 5,9 mm). A la périphérie, une partie très mince de la muraille est préservée (environ 0,05 mm d'épaisseur). Les septes majeurs, au nombre de 18, sont à peine épaissis au niveau de la dissépithèque. Ils atteignent la columelle ou se recourbent en rejoignant un septe majeur voisin.

Le dissépimentarium occupe un peu moins de la moitié du rayon du polypier. Il est formé de deux à trois rangées de dissépiments dont les plus internes sont concentriques et forment la dissépithèque faiblement épaissie. Lorsque les septes mineurs sont réduits, les dissépiments restent le plus souvent simples dans les loges majeures.

Dans le tabularium, dont le diamètre varie de 3,5 à 4 mm, on reconnaît entre les septes majeurs les sections des planchers convexes vers l'axe.

La columelle est une lame axiale droite, modérément renflée, atteignant 0,2 à 0,5 mm d'épaisseur, unie par ses extrémités aux septes cardinal et antipode ou à l'un d'eux seulement.

Coupe longitudinale

Dissépiments globuleux ou plus souvent allongés, inclinés à 45°.

Planchers relevés vers l'axe et butant contre la forte columelle, parfois complets, mais comportant plus souvent une série de tabulae recourbés et reposant sur les planchers sous-jacents, les points de contact n'étant pas alignés (type α de Smith, 1928).

Discussion

Par sa forme prismatique, sa columelle et la disposition de son endothèque, le polypier décrit ici est sans nul doute un polypiérite détaché d'une colonie de *Lithostrotion* cérioïde. Signalons pour mémoire que le genre *Stylaxis* M'Coy, 1849, est synonyme de *Lithostrotion* et que le genre *Petalaxis* Milne-Edwards et Haime, 1852, dont l'espèce-type est *P. maccoyana* (M.-E. et H., 1851), du Carbonifère moyen du bassin de Moscou (voir Sutherland, 1977), s'apparente à *Lithostrotionella*, et fait partie d'une famille distincte, pourvue notamment de dissépiments lonsdaléioïdes.

« *P.* » *portlocki*, décrit d'après un seul polypiérite, n'est pas une espèce bien connue, et n'est donc pas très répandu dans la littérature. Toutefois, Stuckenberg (1888 : 22, pl. II, fig. 44-49 ; 1895 : 74, pl. XIV, fig. 1 a-c) a décrit cette espèce en provenance du Carbonifère (inférieur à supérieur) de nombreuses localités du bassin de Moscou, de l'Oural et du Timan. Toutes les formes attribuées par cet auteur à « *P.* » *portlocki* n'appartiennent pas à cette espèce ni même au genre *Lithostrotion*. L'une d'elles cependant (de la rivière Indiga, district d'Arkhangelsk), par ses dimensions et le nombre de septes, s'identifierait assez bien à « *P.* » *portlocki*.

La plupart des autres auteurs ont considéré « *P.* » *portlocki* comme synonyme postérieur de l'une ou l'autre des espèces de *Lithostrotion* cérioïde.

L'holotype de « *P.* » *portlocki*, par ses dimensions (polypiérite de 6 mm et diamètre du tabularium d'environ 3 mm), par le nombre de septes (18) et de dissépiments (2 à 3 rangées), est presque identique au lectotype de *Lithostrotion clisioides* (M'Coy, 1849) (spécimen A 2071, Sedgwick Museum, Cambridge).

Par contre, il diffère sensiblement du lectotype de *Lithostrotion decipiens* (M'Coy, 1849) (spécimen A 2077, Sedgwick Museum, Cambridge), dont le diamètre plus grand des polypiérites est à mettre en relation avec un large dissépimentarium possédant jusqu'à 10 rangées de dissépiments.

Toutefois, en examinant d'une part l'ensemble des caractères et d'autre part certains critères plus constants comme le nombre de septes et le diamètre du tabularium, il apparaît que *L. clisioides* et *L. decipiens* sont non seulement très proches mais font partie d'une seule et même espèce. Ils sont du reste considérés comme synonymes, la priorité revenant à *L. decipiens* (voir Hill, 1940 : 178 ; Nudds 1975 : 124, 128). C'est pourquoi, et compte tenu des affinités signalées plus haut, nous rapportons l'échantillon décrit ici à *L. decipiens* M'Coy. « *Petalaxis* » *portlocki* tombe donc en synonymie avec l'espèce de M'Coy.

Par ailleurs, « *P.* » *portlocki* M.-E. et H. ne doit pas être confondu avec *Astraea portlocki* Bronn, 1848, qui est un *Lithostrotion* cérioïde probablement synonyme de *L. verticale* (Parkinson, 1808).

L'espèce de Bronn a été décrite par Milne-Edwards et Haime (1851 : 431 ; 1852 : 194, pl. 42, fig. 1, 1 a-g) sous le nom de *Lithostrotion portlocki*. Cependant, les spécimens rapportés par Milne-Edwards et Haime à l'espèce de Bronn appartiennent en fait à *L. decipiens* et sont donc spécifiquement identiques à leur propre « *Petalaxis* » *portlocki*. Ce dernier pourrait donc aussi être connu sous le nom de *Lithostrotion portlocki* (M.-E. et H.).

Ainsi, « *P.* » *portlocki* M.-E. et H. est homonyme secondaire postérieur de *Lithostrotion*

(*Astraea*) *portlocki* (Bronn, 1848), et devrait être abandonné d'après le Code de Nomenclature (article 59 b). Nous considérons cependant qu'il n'y a pas lieu de proposer un nom de remplacement pour l'espèce de Milne-Edwards et Haime puisque d'une part elle tombe en synonymie avec *L. decipiens*, et que d'autre part elle n'est représentée que par un seul polypiérite.

Tout ceci explique la confusion qui règne dans l'utilisation du nom spécifique *portlocki*. Dans la plupart des cas, les références à cette espèce, que ce soit celle de Bronn ou de Milne-Edwards et Haime, s'appliquent à des *Lithostrotion* cérioïdes des groupes *decipiens* (M'Coy) ou *vorticale* (Parkinson).

Localité et position stratigraphique de l'holotype

La localisation originale (Carbonifère, Pays de Galles) ne peut guère être précisée davantage. Toutefois, *L. decipiens* n'ayant été trouvé au Pays de Galles que dans l'Asbien (D_1) et le Brigantien (D_2), on peut admettre que l'holotype de « *P.* » *portlocki*, que nous rapportons, comme on vient de le voir, à *L. decipiens*, provient de l'un ou l'autre de ces étages.

Lithostrotion (Siphonodendron) [1] **martini** Milne-Edwards et Haime, 1851
(Fig. 3 ; pl. V, 1-4 ; pl. VI, 6-7)

1851. — *Lithostrotion martini* M.-E. et H., p. 436.
1852. — *Lithostrotion martini* M.-E. et H., p. 197, pl. 40, fig. 2, 2a-g.
1860. — *Lithostrotion martini* M.-Edwards, p. 425.

Lectotype

Spécimen n° E 1446 (collection Phillips, University Museum, Oxford).

Cet échantillon correspond bien à la figure donnée par Milne-Edwards et Haime (1852 : 40, fig. 2c). Celle-ci, inversée, reproduit fidèlement la presque totalité du polissage longitudinal de ce fragment de colonie (voir ici pl. V, 2).

Les figures 2 e, f et g (M.-E. et H., 1852, pl. 40) semblent bien correspondre à des portions de polypiérites de la même coupe longitudinale.

L'étiquette porte la mention « Carboniferous Limestone, Yorkshire ». Dans la description originale de cette espèce, Milne-Edwards et Haime (1851 : 436) citent deux localités du Yorkshire ainsi que de nombreuses autres provenances. Cet échantillon peut donc être considéré comme l'un des syntypes. Étant figuré, il est désigné ici comme lectotype.

Autres syntypes

Spécimen n° Z 93a (collection Milne-Edwards, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris). L'étiquette originale porte la mention « Carbonifère, près de Corwen ».

1. Le sous-genre *Siphonodendron* utilisé ici pour les espèces fasciculées de *Lithostrotion* est considéré par l'un de nous (J. R. N.) comme un groupement morphologique n'ayant pas de valeur systématique.

Cet échantillon, provenant de l'une des localités-types, est bien l'un des syntypes.

Deux coupes transversales et quatre longitudinales montrent qu'il s'agit d'un polypier appartenant au genre *Corwenia*.

Les syntypes en provenance des autres localités ou régions mentionnées par Milne-Edwards et Haime n'ont pas été retrouvés : Rugeley, Staffordshire ; Oswestry, Salop ; Teesdale ou Ribblesdale, North Yorkshire ; Ash Fell, Cumbria ; Bristol, Avon ; Northumberland ; Bakewell, Winster et Castleton, Derbyshire ; Irlande ; Visé, Belgique.

Description du lectotype

Morphologie externe

Fragment de colonie phacelloïde, localement subcérioïde, engagé dans un calcaire à grain fin.

Polypiérites parallèles ou légèrement flexueux, tantôt relativement distants entre eux, tantôt coalescents, les zones de contact étant irrégulièrement espacées.

Les polypiérites sont partiellement silicifiés et fortement érodés sur la face du fragment où ils sont en partie dégagés. (Non figurée ici.)

La muraille externe et les calices ne sont pas conservés. Hauteur du fragment : 9 cm. Section : 25 × 65 mm.

Coupes transversales

Afin de préserver au maximum l'intégrité de l'échantillon, sur la recommandation expresse de l'University Museum, Oxford, nous n'avons pratiqué qu'une seule lame dans l'extrémité supérieure du spécimen (pl. V, 4). Cette lame est en fait oblique à environ 45° par rapport à la direction des polypiérites.

A part cette lame, nous disposons encore du polissage distal du spécimen, qui fait également un angle de 45° par rapport à l'axe des polypiérites, ainsi que de quelques cassures sur la face naturelle érodée de l'échantillon.

Afin de compléter l'iconographie, nous avons reproduit ici (pl. V, 1) la figure 2b de Milne-Edwards et Haime (1852 : 40) qui donne sans doute une idée assez fidèle d'une coupe perpendiculaire, à en juger par la bonne qualité du dessin du polissage vertical.

Les polypiérites sont distants d'environ 15 mm de centre à centre lorsqu'ils sont écartés, et d'environ 10 mm lorsqu'ils sont soudés. Le diamètre des polypiérites adultes est de 9 à 10 mm. Les contours des polypiérites sont grossièrement circulaires ou pourvus d'angles arrondis, plus accusés lorsque les polypiérites sont coalescents.

Muraille externe mince (0,05 à 0,15 mm) à faibles ondulations dont la convexité vers l'extérieur correspond aux loges interseptales (« côtes » interseptales) et les inflexions aux septes (« sillons » septaux).

Sa face interne est par endroits hérissée de cristallisations de calcite d'origine diagénétique. Toutefois, des cristallisations plus importantes situées au milieu des loges interseptales ont vraisemblablement été induites par des ébauches de septes de 3e ordre.

Lorsqu'elle est commune à deux polypiérites, la muraille atteint 0,25 mm d'épaisseur. Elle est alors pourvue d'une ligne médiane sombre qui partage la muraille en deux parties équivalentes.

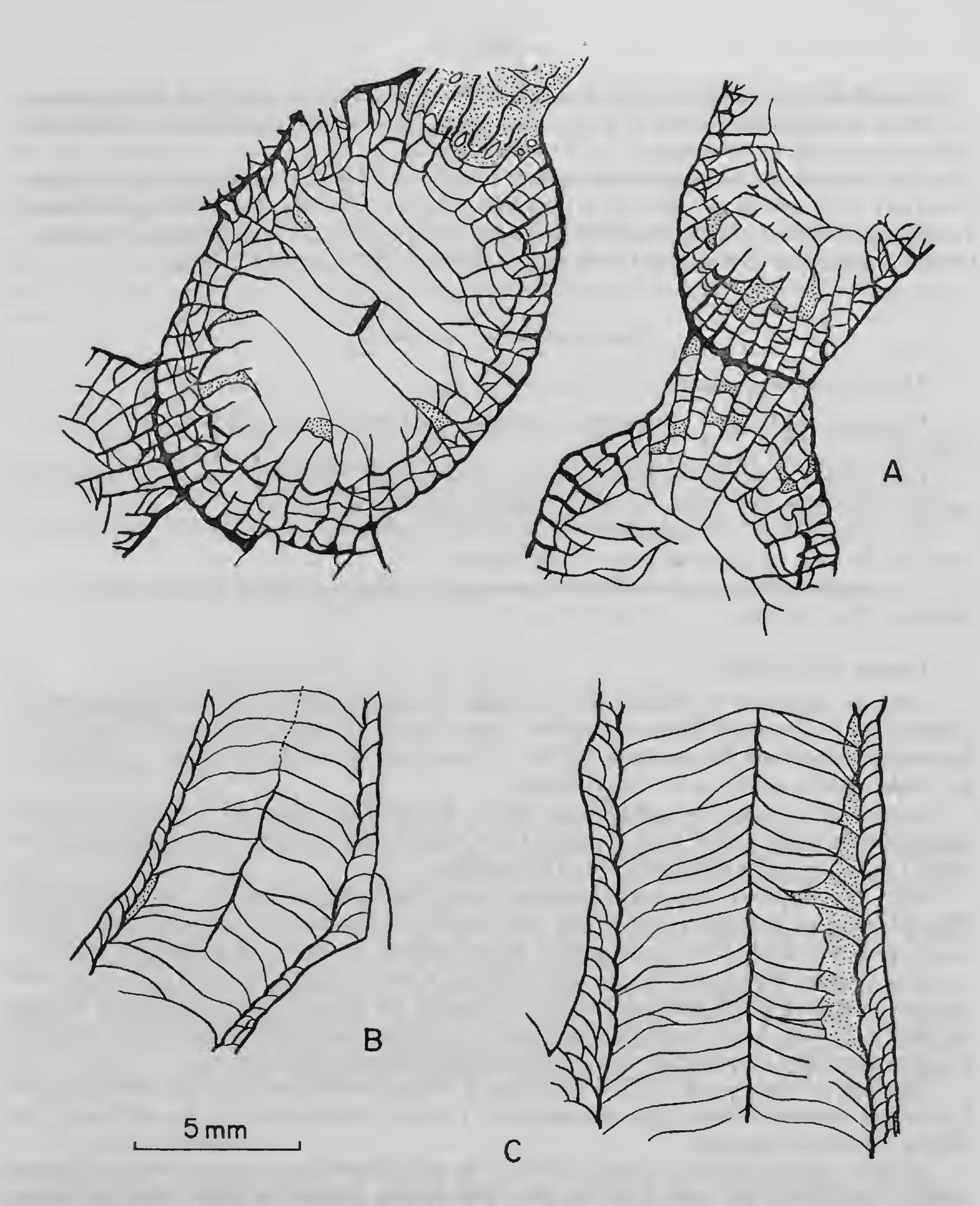


Fig. 3. — *Lithostrotion* (*Siphonodendron*) *martini* M.-E. et H., 1851. (Éch. OUM E 1446, lectotype.)
A : coupe oblique à travers la partie distale du lectotype (dessin de la lame E 1446/p1 figurée ici à la même échelle, pl. V, 4) ; B et C : coupes longitudinales (dessins des polypiérites visibles sur le polissage original du lectotype, figurés ici à la même échelle, pl. VI, 6 et pl. V, 3).

Le nombre de septes est de 28 × 2 pour un diamètre de 10 mm. Dans les deux coupes dont nous disposons, les polypiérites ayant un diamètre moindre sont incomplets ou trop mal conservés pour que l'on puisse compter le nombre de septes. Les figures de Milne-Edwards et Haime ne montrent que 21 à 25 septes, nombre probablement inexact, comme c'est souvent le cas dans leurs dessins. On peut davantage se fier au texte qui indique 26 septes majeurs, le diamètre probable correspondant à ce nombre étant de 9 mm.

On peut donc admettre, sans risque d'erreur, que ce polypier possède 26 à 28 septes majeurs pour un diamètre de 9 à 10 mm. Le nombre de septes dans les stades jeunes ou intermédiaires reste provisoirement inconnu.

Les septes majeurs, rectilignes ou faiblement sinueux, sont très minces. Ils s'amenuisent légèrement vers l'axe, mais peuvent être à nouveau faiblement épaissis dans le tabularium. Ils occupent généralement la moitié du rayon du polypiérite et s'arrêtent dans le tabularium. Étant amplexoïdes (voir plus loin, coupes longitudinales), leur longueur dépend du niveau de la coupe. Lorsque la coupe passe juste au-dessus des planchers, ils atteignent les 3/4, voire les 4/5 du rayon. Milne-Edwards et Haime signalent ce fait dans leur description (1851 : 436 : « se montrent très près du centre sur les planchers »). Leur figure 2b le montre également. Sur le lectotype, cette disposition est visible sur des cassures de polypiérites, sur le côté non poli de l'échantillon.

Les coupes transversales dont nous disposons ne permettent pas de dire si des septes majeurs atteignent la columelle.

En revanche, les figures de Milne-Edwards et Haime laissent supposer que certains septes majeurs, notamment les septes cardinal ou antipode, peuvent atteindre la columelle.

Les septes mineurs atteignent la moitié de la longueur des septes majeurs et environ le 1/4 du rayon. Ils se terminent généralement au bord interne du dissépimentarium. Certains d'entre eux ne l'atteignent pas, d'autres au contraire le dépassent légèrement.

Dissépimentarium étroit, constitué de deux à quatre rangées de dissépiments simples et concaves vers l'axe, en disposition concentrique, plus rarement obliques ou entrecroisés. Les processus de connexion entre les polypiérites sont constitués par des zones élargies du dissépimentarium.

Columelle allongée et mince, isolée au milieu du tabularium. Elle est absente dans quelques stades diphymorphes visibles sur l'échantillon.

La partie centrale du tabularium est traversée par les sections rectilignes ou légèrement courbées des planchers. La partie périaxiale (planchers inclinés vers la périphérie) se reconnaît aux sections convexes vers l'axe, le plus souvent situées entre les parties internes des septes majeurs.

Le diamètre du tabularium varie de 7,5 à 8,5 mm dans les polypiérites dont le diamètre total est de 9 à 10 mm.

La fossule cardinale se trouve dans le prolongement de la columelle. Limitée vers l'intérieur par des planchers qui apparaissent plus bombés en coupe transversale, elle contient le septe cardinal rétréci et parfois des septes mineurs (ou majeurs) en voie de formation.

Dans la coupe figurée ici (fig. 3 A), le septe cardinal est écarté de son plan normal et trois autres septes sont en voie de formation.

Coupes longitudinales

Nous ne disposons pour les étudier que du polissage original de Milne-Edwards et Haime (figuré ici pl. V, 2) qui offre des coupes verticales passant soit par l'axe, soit par des plans plus ou moins éloignés de celui-ci (voir figures agrandies pl. V, 3 ; pl. VI, 6, 7).

Les dissépiments sont plus ou moins globuleux ou relativement allongés, rarement aplatis. On observe généralement une à deux rangées de dissépiments dans les polypiérites séparés, et trois ou quatre dans les zones de contact avec les polypiérites voisins (processus de connexion). De place en place, un grand dissépiment comble à lui seul la largeur du dissépimentarium.

Les coupes transversales sont obliques par rapport aux dissépiments et donnent de ce fait l'apparence d'une ou deux rangées de plus.

Les parties internes des dissépiments se recourbent à la verticale et forment la dissépithèque légèrement épaissie. Cet épaississement n'est pas constant.

Planchers assez espacés (11 à 17 pour 10 mm) le plus souvent complets. Dans les coupes passant par la columelle, ils se relèvent en pente douce vers celle-ci (fig. 3 C). Dans les stades diphyphylloïdes, ils sont subhorizontaux ou légèrement bombés. Dans les coupes tangentielles proches de l'axe, ils ont la même disposition que dans les stades diphyphylloïdes. Toutefois, ils peuvent être surmontés des crêtes septales des septes majeurs amplexoïdes (pl. VI, 7).

A la périphérie, ils se recourbent, puis sont faiblement inclinés jusqu'aux dissépiments. Par endroits, ils s'anastomosent, entre eux ou avec des tabellae complémentaires relevées vers la dissépithèque.

La columelle, qui paraît relativement épaisse sur les polissages, est rectiligne ou légèrement sinueuse. Elle est souvent interrompue ou absente. Toutefois, dans le polissage vertical étudié ici, la coupe passe souvent à côté d'un axe où la columelle est présente. On voit en effet celle-ci à travers la gangue de calcite transparente. Le dessinateur de Milne-Edwards et Haime avait parfaitement observé ce fait.

Compte tenu des observations en coupes transversales et des figures de Milne-Edwards et Haime, les stades diphyphylloïdes semblent donc moins fréquents qu'il n'apparaît à première vue d'après les coupes longitudinales.

Épaisseur des éléments du squelette

La très forte recristallisation de l'échantillon ne permet pas la mesure précise de l'épaisseur de tous ses éléments. Nous avons pu donner celle de la muraille externe ou intercalicinale qui se distingue assez bien de la gangue (voir plus haut : 0,015 à 0,25 mm). De même, l'épaisseur de la columelle est de 0,15 à 0, 25 mm.

Les septes sont littéralement tapissés de cristaux d'apparence fibreuse, qui semblent bien d'origine secondaire. Toutefois, ils pourraient également provenir en partie d'un revêtement stéréoplasmique plus ou moins dissous au cours de la fossilisation. C'est pourquoi l'épaisseur des traits de la figure 3 A procède d'une interprétation, seule la « partie médiane » du septe ayant été prise en considération et légèrement renforcée pour la reproduction.

Si notre interprétation est bonne, les septes sont particulièrement minces : 0,04 à 0,08 mm.

Ceci correspondrait bien à l'observation de Milne-Edwards et Haime (1851 : 436 : « cloisons extrêmement minces ») qui a dû être faite sur un polissage pratiqué dans une partie mieux conservée. En revanche, la dissépithèque semble bien épaissie de stéréoplasme au moins par endroits. Ce fait est confirmé par l'observation en section polie longitudinale. Épaisseur d'un dissépiment mince : 0,015 mm. Dissépithèque : 0,015 à 0,15 mm.

Dans les conditions que nous venons de voir, il serait illusoire de décrire la microstructure. Cependant, les renflements périodiques qu'on peut observer sur certaines parties des septes, semblent bien prouver qu'on est en présence d'une structure trabéculaire.

Localité et niveau stratigraphique

L'étiquette originale de la collection Phillips indique simplement « Carboniferous Limestone Yorkshire ». Milne-Edwards et Haime citent deux localités dans le Yorkshire, à savoir Ribblesdale et Teesdale, où le Carbonifère inférieur affleure dans de nombreuses carrières, des cours d'eau et des rochers. Dans les deux endroits l'âge des couches s'étend du Holkerien au Brigantien. Les foraminifères visibles dans la lame mince suggèrent un âge Asbien possible (D_1).

Diagnose complétée de *Lithostrotion* (*Siphonodendron*) *martini*

L'examen du lectotype dont on a vu la description ci-dessus, complété par l'étude d'un matériel plus abondant provenant d'Angleterre et rapporté à cette espèce par l'un de nous (Nudds, 1975 : 168), nous conduit à proposer une nouvelle diagnose de *L. martini* :

Lithostrotion fasciculé à polypiérites de 7 à 10 mm de diamètre possédant 26 à 28 septes majeurs et un tabularium de 6 à 8 mm de diamètre. Columelle allongée et mince ou légèrement épaisse, isolée au milieu du tabularium, pouvant occasionnellement être absente. Deux à quatre rangées de dissépiments. Planchers espacés, généralement complets, légèrement relevés vers la columelle et incurvés à la périphérie vers le dissépimentarium.

Discussion

Répartition de *Lithostrotion* (*S.*) *martini*

Parmi les coraux du Carbonifère, *L. martini* est l'une des espèces les plus citées ou décrites, bien que le type ne fût pas connu pendant de nombreuses années. Il n'est donc pas étonnant que beaucoup de ces déterminations aient été erronées.

Les spécimens décrits sous le nom de *L. martini* par Eichwald (1860 : 558) en provenance de nombreuses localités de Russie, ainsi que ceux de Pologne décrits par Ludwig (1866 : 220, pl. 63, fig. 1, 1 a-e) n'ont que 24 septes de chaque ordre et font donc partie d'une espèce voisine, de plus petit diamètre.

Par ailleurs, *L. martini* décrit par Thomson et Nicholson (1876, pl. 15, fig. 2) puis par Thomson (1883 : 404 ; 1887 : 391, pl. 13, fig. 5) en Écosse, possède jusqu'à 30 septes et se rattache donc à *L. sociale* (Phillips, 1836) dont le diamètre des polypiérites est plus grand.

Par contre, les polypiers du calcaire carbonifère de Silésie décrits par KUNTH (1869 : 207, pl. 2, fig. 10 a, b) ont 28 septes et 8 mm de diamètre et semblent bien se rapporter à *L. martini.*

Les spécimens de Bristol (Angleterre) décrits par Vaughan (1905 : 278) se rapportent au moins en partie à *L. martini.*

Ceux de Belgique rapportés à cette espèce par SALÉE (1920 : 147, fig. 1, 2) et ceux de Louverné (Mayenne, France) décrits par DELÉPINE (1930 : 34, pl. III, fig. 12 a, b) ont 29 ou 30 septes et un diamètre souvent plus grand que chez *L. martini.* Ils se rapportent en fait à *L. sociale.*

L. martini décrit par CHARLES (1933 : 137, pl. 6, fig. 39-42) en Turquie près de Zongouldak a 7 mm et 23 septes : il semble bien appartenir à cette espèce.

MENCHIKOFF et HSU (1935 : 232, 233, 250) ont décrit *L. martini* en provenance de plusieurs localités du Sahara occidental. L'un de nous (P. S. T. C.) a examiné les échantillons conservés à l'Institut de Paléontologie (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris). Les spécimens du Viséen supérieur du Djebel Ioucha ont 27 à 28 septes pour un diamètre de 8 à 9 mm et appartiennent bien à *L. martini.* Le spécimen du Namurien inférieur du Djebel Béchar est un *Koninckophyllum* fasciculé.

TERMIER et TERMIER (1950, pl. XLII, fig. 4, 5, 8, 11, 12 ; pl. XLIV, fig. 11) ont identifié *L. martini* dans plusieurs localités du Maroc et du Sahara occidental. Les spécimens du Djebel Ouarkziz, (bassin de Tindouf), du Maroc central et de la Meseta côtière marocaine (pl. XLII, fig. 8, 11, 12) correspondent à *L. martini*, tandis que les autres figures se rapportent à des espèces fasciculées de plus petit diamètre.

L. martini a encore été décrit en Irlande par CALDWELL et CHARLESWORTH (1962 : 377, pl. 14, fig. 5, 5a). Enfin, POTY (1975 : 77, pl. 1, fig. 1, 2 ; pl. 2, fig. 1-3 ; pl. 3, fig. 1, 2, 9) rapporte à *Siphonodendron martini* des échantillons du Viséen moyen de Belgique dont une partie se rattache à cette espèce.

Cette espèce a aussi été décrite dans différentes parties du monde, surtout en Russie, sous le nom de *L. caespitosum* (Martin).

Cet auteur (MARTIN, 1809 : 17) a en effet décrit un polypier fasciculé du Carbonifère du Derbyshire sous le nom de « *Erismolithus* (*Madreporae cespitosae*) ».

Le matériel original de MARTIN n'a pas été retrouvé. Un topotype a été attribué au genre *Diphyphyllum* par D. HILL (1940 : 185). Cependant, d'après la figure originale de MARTIN, il s'agit plutôt d'une forme à columelle, proche ou identique à *L. martini* (NUDDS, 1975 : 108).

Néanmoins, *L. caespitosum* doit être abandonné. En effet, les travaux de MARTIN (1793, 1809) ont été exclus pour leur usage en nomenclature par l'ICZN (1954, opinion 231), cet auteur n'ayant pas appliqué la nomenclature binominale. L'espèce décrite par M'COY (1844) sous le nom de *Lithodendron caespitosum* aurait donc dû avoir la priorité sur *L. martini.* Mais elle doit également être rejetée, étant homonyme primaire récent de *Lithodendron caespitosum* Goldfuss, 1826. Bien que ce dernier soit un *Phacellophyllum*, l'espèce de M'COY ne peut être réhabilitée en vertu de l'article 59a du Code de Nomenclature. *Lithostrotion martini* est donc le nom valide.

Les synonymes plus récents les plus répandus de *L. martini* sont *L. phillipsi* M.-E. et H., 1851, décrit plus loin (voir Affinités p. 268) et *L. scoticum* Hill, 1940. Ce dernier, également phacelloïde, possède des polypiérites de 8 mm de diamètre, 26 à 28 septes de chaque ordre, une columelle de section lenticulaire et 2 rangées de dissépiments.

En proposant *L. scoticum*, Hill (1940 : 174) n'ignorait pas que son espèce pourrait être synonyme de *L. martini*, mais ne pouvait s'en assurer, car à cette époque le type de *L. martini* n'était pas connu. Maintenant qu'un lectotype a été désigné, il n'y a plus de doute que *L. scoticum* est un synonyme plus récent de *L. martini*.

Hill (*ibid.*) se rendait également compte des affinités entre *L. scoticum* et *L. phillipsi*, plusieurs polypiérites de l'holotype du premier (spécimen T 2008, Kelvingrove Museum, Glasgow) étant unis en forme de chaîne comme dans *L. phillipsi*. Cependant, elle n'avait pas vu le spécimen-type de *L. phillipsi* et ne pouvait donc être certaine de cette synonymie.

En conclusion, *L.* (*S.*) *martini* est connu avec certitude en Europe occidentale (Grande-Bretagne, Irlande, Belgique), en Pologne, en Anatolie et en Afrique du Nord. Il existe probablement en URSS d'Europe. Il ne semble avoir été signalé ni en Chine, ni au Japon. Selon Sando (1974), il est inconnu en Amérique du Nord.

Dans les Îles Britanniques *L. martini* a été trouvé depuis la base de l'Arundien (C_2) jusqu'à la base du Brigantien (D_1). Dans les autres régions, cette espèce est limitée au Viséen.

Lithostrotion (**Siphononendron**) **phillipsi** Milne-Edwards et Haime, 1851
(Fig. 4 ; pl. I, 1 ; pl. VI, 1-5)

1846. — *Lithodendron fasciculatum* Keyserling (non Fleming, 1828), p. 170, pl. III, fig. 2, 2a, 2b.
1851. — *Lithostrotion phillipsi* M.-E. et H., p. 439.
1852. — *Lithostrotion phillipsi* M.-E. et H., p. 201, pl. 39, fig. 3, 3a.
1860. — *Lithostrotion phillipsi* M.-Edwards, p. 427.

Lectotype

Spécimen n° Z 95a (coll. Milne-Edwards, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris). L'étiquette porte la mention « Mountain Limestone ».

Il s'agit de l'échantillon figuré par Milne-Edwards et Haime (1852, pl. 39, fig. 3). En effet, la figure 3 de Milne-Edwards et Haime, compte tenu de l'inversion de la lithographie, reproduit assez fidèlement l'une des faces de la colonie, où l'on reconnaît les polypiérites, leurs courbes, leurs zones de coalescence et leurs cassures (voir ici, pl. I, 1).

Dans la description originale de cette espèce, Milne-Edwards et Haime (1851 : 439) citent deux provenances : Irlande et Ylytsch [1], Russie. Cette dernière a été citée par Keyserling (1846), de sorte qu'on peut admettre que le spécimen de la collection Milne-Edwards provient d'Irlande. Du reste, l'étiquette originale indique « Mountain Limestone », terme qui a été utilisé par les anciens géologues irlandais (voir Griffith, 1842) pour le Carbonifère inférieur de ce pays.

Provenant d'Irlande, le spécimen Z 95a peut donc être considéré comme l'un des syntypes. Étant figuré, nous le désignons ici comme lectotype.

Cet échantillon est le seul matériel dont nous disposons. Quatre lames transversales et quatre longitudinales ont été pratiquées dans deux fragments prélevés sur la face non figurée.

1. Il s'agit en fait de la rivière Ilytch, affluent de la Petchora, à l'ouest de l'Oural septentrional.

Les syntypes de la deuxième provenance (rivière Ilytch, Russie), qui sont les spécimens décrits par Keyserling, n'ont pas été retrouvés.

Description du lectotype

Morphologie externe

Fragment de colonie phacelloïde à subcérioïde, dont les polypiérites sont dégagés, fortement silicifiés et partiellement creux par dissolution des parties internes calcaires. Les calices ne sont pas conservés.

Polypiérites parallèles ou onduleux, soudés entre eux dans des régions limitées et irrégulièrement distribuées dans le volume de la colonie. Muraille externe pourvue de fines annulations ou de bourrelets à peine marqués.

Hauteur du fragment : 14 cm. Section : 5 × 8 cm.

Coupes transversales

Les contours des polypiérites même libres sont rarement circulaires. Généralement ils présentent des angles arrondis qui deviennent francs lorsque les polypiérites sont coalescents.

Muraille externe mince (environ 0,1 mm d'épaisseur) souvent pourvue entre les septes de renflements internes qui ressemblent à des ébauches de septes de 3e ordre (fig. 4 A).

Au contact de deux polypiérites la muraille commune atteint 0,25 mm d'épaisseur. La recristallisation ne permet pas de discerner sa structure : on devine néanmoins une ligne médiane qui partage cette muraille en deux parties équivalentes.

Septes au nombre de 25 × 2 à 27 × 2 dans les stades adultes dont le diamètre est de 6,5 à 8 mm, le nombre le plus fréquent étant de 27 × 2. Dans les stades plus jeunes (5 à 6,5 mm de diamètre) le nombre de septes varie de 23 × 2 à 25 × 2.

Le diamètre du tabularium varie de 5,5 à 6,5 mm, dans les stades adultes, et de 4,5 à 5,5 mm dans les stades jeunes.

Les septes majeurs, rectilignes ou à peine sinueux, s'amenuisent vers l'intérieur et se perdent dans le tabularium. Certains d'entre eux atteignent la columelle. Le plus souvent il s'agit des septes antipode ou cardinal, ce dernier étant parfois reconnaissable par la fossule légèrement élargie.

Columelle allongée, modérément renflée, pourvue de quelques expansions qui sont autant d'extrémités abortives de septes majeurs. Elle est parfois isolée au milieu du tabularium.

Les septes mineurs atteignent environ le tiers du rayon. Ils se projettent dans le tabularium limité par les dissépiments les plus internes.

Dissépimentarium étroit, constitué d'une à trois rangées de dissépiments simples et concaves vers l'axe. Les processus de connexion entre les polypiérites sont constitués par des zones élargies du dissépimentarium.

Coupes longitudinales

Dissépiments tantôt plus ou moins globuleux, tantôt allongés, dont les parties internes forment la dissépithèque verticale, légèrement épaissie.

Planchers peu serrés (15 à 20 pour 10 mm), rarement complets, dont la partie axiale est tantôt horizontale et bute à angle droit contre la columelle (fig. 4 D), tantôt légèrement relevée vers celle-ci (fig. 4 C). Dans la zone périaxiale, les planchers se courbent ou se coudent, puis sont fortement inclinés soit pour rejoindre le dissépimentarium, soit pour s'anastomoser entre eux. Dans ce dernier cas, les points de jonction ne sont pas alignés (type α de SMITH).

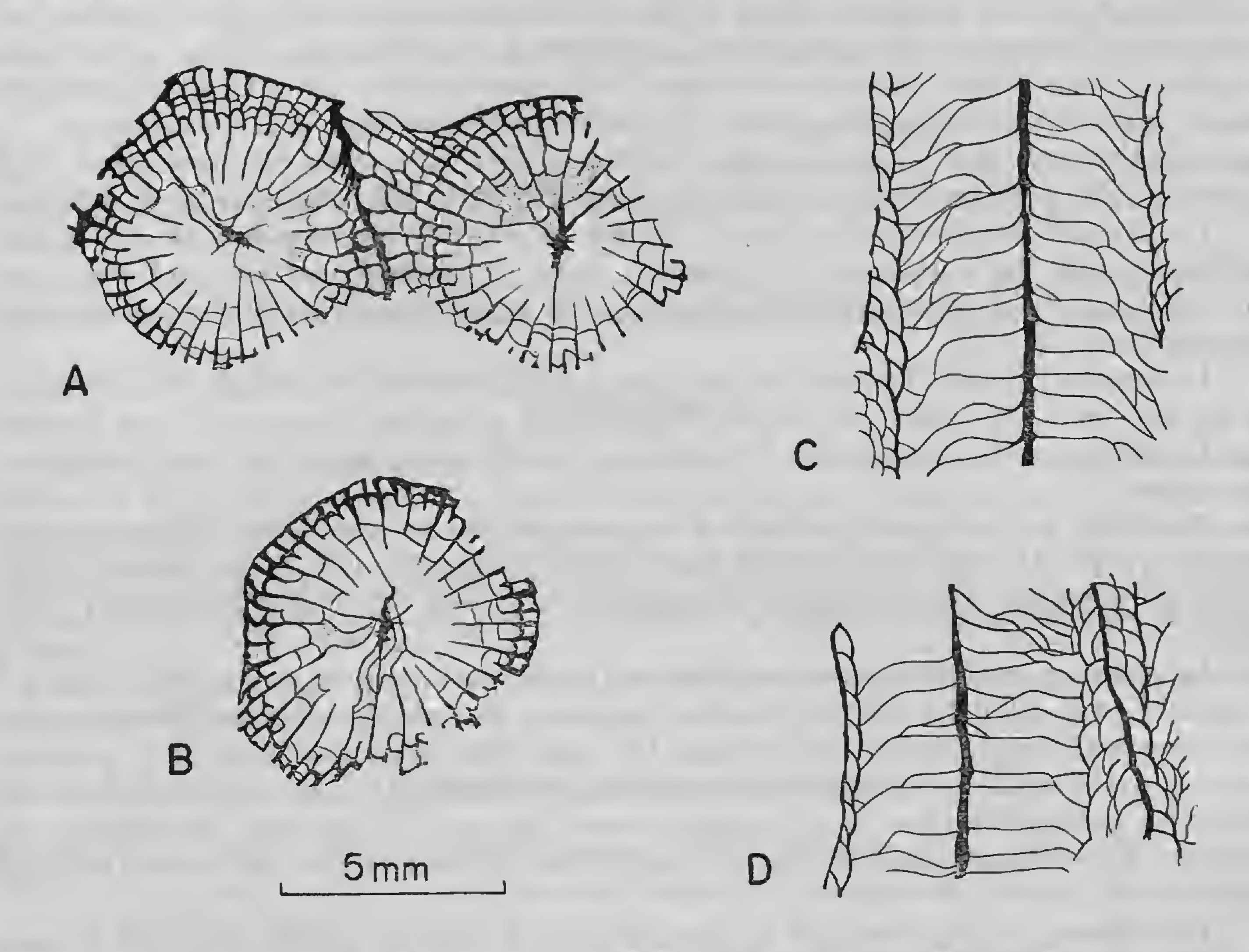


FIG. 4. — *Lithostrotion* (*Siphonodendron*) *phillipsi* M.-E. et H., 1851. (Éch. IP Z 95 a, lectotype.)
A, B : coupes transversales T_3 et T_4 ; C, D : coupes longitudinales L_1 et L_2.
Les photos des lames T_3 et L_1, sont figurées ici à la même échelle, pl. VI, 1 et 3.
L (*S.*) *phillipsi* est considéré ici comme synonyme de *L.* (*S.*) *martini* M.-E. et H. (Voir discussion dans le texte.)

La columelle est droite ou suit régulièrement la courbure du polypiérite. Elle est relativement épaisse (jusqu'à 0,3 mm dans les coupes dont nous disposons), ou parfois interrompue, ce qui prouve l'existence de stades diphymorphes.

Provenance

Comme on l'a vu plus haut, le spécimen décrit ci-dessus provient du Carbonifère inférieur d'Irlande.

On ne peut préciser davantage cette localisation. Signalons cependant que l'état de conservation de l'échantillon est très similaire à celui du matériel silicifié commun dans le bassin du nord-ouest de l'Irlande (Comtés de Sligo, Donegal, Leitrim, etc.).

Affinités

Milne-Edwards et Haime (1851 : 439) ont distingué cette espèce de *L. martini* pa. la fréquente coalescence des polypiérites, conférant à la colonie un habitus subcérioïder S'agissant d'une légère différence de degré, cette particularité ne peut être considérée comme caractère spécifique important. Du reste la différence n'est pas très évidente. La coupe transversale de *L. martini* figurée par Milne-Edwards et Haime (voir ici pl. V, 1) montre en effet des anastomoses entre les polypiérites, analogues à celles de *L. phillipsi*.

Toujours d'après Milne-Edwards et Haime, ce polypier possèderait environ 30 septes de chaque ordre. Ces auteurs ont dû compter d'après une surface érodée et mal conservée. Nos lames minces montrent qu'il possède au plus 27 septes dans les stades bien développés (généralement 25 à 27).

Le type de *L. martini* possédant, dans les stades également avancés, de 26 à 28 septes, et compte tenu des autres caractères (dissépiments, planchers, columelle), nous pensons que *L. phillipsi* et *L. martini* sont très proches, ou même comme on le verra ci-dessous, synonymes.

Toutefois, si l'on regarde le diamètre des polypiérites, en particulier d'après les lames figurées ici (pl. VI, 1-2), on est frappé par la différence considérable de dimensions, le diamètre des polypiérites de *L. martini* atteignant presque une fois et demie celui de *L. phillipsi*.

En réalité, cette différence est amplifiée par le fait que la coupe « transversale » (fig. 3 A et pl. V, 4) est oblique à 45°. Le diamètre minimum du polypiérite entier de cette coupe qui correspond à son diamètre réel, atteint 10,5 mm. Celui des polypiérites de *L. phillipsi*, dans les stades avancés, varie de 7 à 8 mm et peut atteindre 8,6 mm. Ainsi, le rapport des diamètres des deux espèces se situe plutôt vers 1,25 que 1,5. Du reste, la différence est atténuée si l'on observe la coupe *transversale* figurée par Milne-Edwards et Haime (voir ici pl. V, 1).

Par ailleurs, si l'on considère la variabilité de *L. martini*, étudiée par l'un de nous (voir Nudds, 1975 : 172 et fig. 48) sur de nombreux spécimens d'Angleterre on admettra aisément que le type de *L. phillipsi* fait partie des polypiers à diamètre relativement faible de *L. martini*.

Tout ceci nous permet de considérer *L. phillipsi* comme synonyme de *L. martini*.

Cette synonymie a été admise par beaucoup d'auteurs, ce qui explique la rareté relative de *L. phillipsi* dans la littérature.

Les spécimens décrits et figurés par Keyserling (1846 : 170, pl. 3, fig. 2, 2a, b) sous le nom de *Lithodendron fasciculatum* Phillips sont, comme on l'a vu plus haut, les syntypes mêmes de Milne-Edwards en provenance de Russie. D'après le diamètre (7-8 mm) et la forme de la colonie, ils semblent voisins de *L. phillipsi* tel qu'il est défini par le lectotype d'Irlande. Toutefois, le nombre de septes (24) est nettement moindre. Il se pourrait qu'on soit en présence d'une autre espèce, à moins que ce nombre corresponde à un stade incomplètement développé. Il faudrait retrouver ces échantillons pour statuer sur leur cas.

D'après Keyserling (1846 : 171) ils proviennent « de la rivière Ylytsch et de galets des rives de l'Ishma et de la Petchora ».

Eichwald (1860 : 563) a décrit sous le nom de *L. phillipsi* des spécimens de l'Oural septentrional. Il est probable que cet auteur avait tout simplement sous les yeux les échantillons de Keyserling. La description est très brève mais correspond assez bien aux figures de Keyserling. Pour la provenance, il indique : « fleuve Ylytsch dans le pays de la Petschora et en masses roulées, au bord du fleuve Iguéma, au Nord de l'Oural ». L' « Iguéma » n'est autre qu'une translittération inexacte de l'Izhma (= « Ishma »), affluent de la rive gauche de la Petchora.

Thomson et Nicholson (1876, pl. 15, fig. 1, 1a), puis Thomson (1883 : 404, pl. 8, fig. 5 ; 1887 : 391, pl. 12, fig. 5, 5a) ont décrit, également sous le nom de *L. phillipsi*, des polypiers de la baie d'Arbigland en Écosse. Ils possèdent 26 à 27 septes et semblent bien être des colonies de *L. martini*.

Ces deux espèces pouvant être considérées comme synonymes, ainsi qu'on l'a vu plus haut, les localités ci-dessus s'ajoutent à la répartition géographique de *L. martini*.

Remerciements

Cette note a été réalisée grâce au concours de Mr. H. P. Powell de l'University Museum, Oxford, de Mr. M. Mitchell, de l'Institute of Geological Sciences, Leeds, ainsi que de Mme F. Debrenne, de MM. J. P. Chevalier, L. Ginsburg, J. M. Dutuit, A. Blieck et de Mme F. Pilard, MM. D. Serrette et R. Verbeke, du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Mme A. D. Grigorieva, de l'Institut de Paléontologie de Moscou, nous a fait profiter de ses connaissances en ce qui concerne la localisation géographique actualisée et la position stratigraphique des gisements d'URSS.

Que toutes ces personnes, ainsi que M. J. Lafuste qui a bien voulu relire le manuscrit, trouvent ici nos remerciements.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bronn, H. G., 1848. — Index palaeontologicus... Vol. I. Stuttgart, vi + lxxxiv + 1381 p.

Bykova, M. S., 1966. — (Coraux du Carbonifère inférieur du Kazakhstan oriental.) Nauka, Alma-Ata. 214 p., 26 pl.

Caldwell, W. G. E., et H. A. K. Charlesworth, 1962. — Visean coral reefs in the Bricklieve Mountains of Ireland. *Proc. geol. Ass.*, **73** : 359-382, pl. 14, 15.

Charles, F., 1933. — Contribution à l'étude des terrains paléozoïques de l'Anatolie du Nord-Ouest (Asie Mineure). *Mém. Soc. géol. Belg.*, **7** : 53-151, 6 pl.

Delépine, G., 1930. — Contribution à l'étude de la faune du calcaire de Sablé. Les polypiers. *Mém. Soc. linn. Normandie*, n.s., **1** (1) : 25-40, pl. 3.

Dobroljubova, T. A., 1958. — (Tétracoralliaires Coloniaux du Carbonifère inférieur de la plateforme russe.) *Trudy paleont. Inst.*, **70** : 224 p., 38 pl.

Eichwald, E. d', 1860. — Lethaea Rossica ou paléontologie de la Russie... Vol. I, Stuttgart, xix + 8 + 1657 p.

Fleming, J., 1928. — A history of British animals... Edinburgh and London, xxiii + 565 p.

Goldfuss, A., 1826. — Petrefacta Germaniae... Vol. I, part I. Düsseldorf, 76 p., 25 pl.

Griffith, R. J., 1842. — Notice respecting the Fossils of the Mountain Limestone of Ireland... Dublin, 25 p., 1 pl.

Hill, D., 1940. — A Monograph on the Carboniferous Rugose Corals of Scotland. Part 3. *Palaeontogr. Soc.* (*Monogr.*) : 115-204, pl. 6-11.

Hudson, R. G. S., 1958. — Permian Corals from northern Iraq. *Palaeontology*, **1** : 174-192, pl. 32-35.

Iwanowski, A. B., 1967. — (Études sur les Tétracoralliaires du Carbonifère inférieur.) Nauka-Moscou, 92 p., 22 pl.

Jull, R. K., 1965. — Corallum increase in *Lithostrotion*. *Palaeontology*, **8** : 204-225.

Keyserling, A. F. M. L. A. von, 1846. — Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in das Petshora-Land, im Jahre 1843. St. Petersburg, iii + 465 p., 22 pl.

Kunth, A., 1869. — Beiträge zur Kenntniss fossiler Korallen. Korallen des Schlesischen Kohlen-Kalkes. *Z dt. geol. Ges.*, **21** : 183-220, pl. 2, 3.

Lo, C. T., et J. M. Zhao, 1962. — (Lower Carboniferous tetracorals of the district Chilien-shan (Tsinghai).) *Geology of the Chilien-shan Mountain range*, **4** (3) : 111-199, 30 pl.

Ludwig, R., 1866. — Corallen aus Paläolithischen Formationen. Part 3. *Palaeontographica*, **14** : 213-244, pl. 31-72.

Martin, W., 1793. — Figures and descriptions of petrifactions collected in Derbyshire. Wigan, vi + 50 p., 28 pl.

— 1809. — Petrifacta derbiensa ; or, figures and descriptions of petrifactions collected in Derbyshire. Wigan, ix + ii + ii + 28 p., 52 pl.

M'Coy, F., 1844. — A synopsis of the characters of the Carboniferous Limestone fossils of Ireland. Dublin, viii + 207 p., 29 pl.

— 1849. — On some new genera and species of Palaeozoic corals and Foraminifera. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 2, **3** : 1-20, 119-136.

Menchikoff, N., T. Y. Hsu, 1935. — Les polypiers carbonifères du Sahara Occidental. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 5e sér., **5** : 229-261, pl. IX, X.

Milne-Edwards, H., 1860. — Histoire naturelle des Coralliaires ou Polypes proprement dits. Paris, III : 1-560.

Milne-Edwards, H., et J. Haime, 1851. — Monographie des Polypiers fossiles des terrains paléozoïques... *Archs Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **5** : 1-502, 20 pl.

— 1852. — A Monograph of the British Fossil Corals. Part 3. *Palaeontogr. Soc.* (*Monogr.*) : 147-210, pl. 31-46.

Nudds, J. R., 1975. — The British Lithostrotiontidae. Ph. D. thesis, University of Durham, England.

Orbigny, A. d', 1851. — Cours élémentaire de paléontologie et de géologie stratigraphiques. Masson, Paris. Vol. 2 (1), 382 p.

Parkinson, J., 1808. — Organic remains of a former world... Vol. 2. London, xiv + 286 p., 20 pl.

Perna, A., 1923. — (Coraux du Carbonifère inférieur du versant oriental de l'Oural méridional.) *Trudy geol. Kom.*, n.s., **175** : 1-34, 3 pl.

Phillips, J., 1836. — Illustrations of the geology of Yorkshire... Part 2. London, xx + 253 p., 25 pl.

Poty, E., 1975. — Contribution à l'étude des genres *Lithostrotion* et *Siphonodendron* du Viséen moyen Belge. *Annls Soc. géol. Belg.*, **98** : 75-90, 3 pl.

Salée, A., 1911. — Sur le mode d'écrasement des polypiers du Marbre Noir de Denée. *Bull. Soc. belge Géol. Paléont. Hydrol.*, **25** : 133-135.

— 1920. — Un genre nouveau de Tétracoralliaires (*Dorlodotia*) et de la valeur stratigraphique des *Lithostrotion*. *Annls Soc. scient. Brux.*, **39** : 145-154.

Sando, W. J., 1974. — Checklist of North American late Palaeozoic coral species (Coelenterata, Anthozoa). *Bull. U. S. geol. Surv.*, no 1387 : 36 p.

Scrutton, C. T., 1965. — Periodicity in Devonian coral growth. *Palaeontology*, **7** : 552-558.

Smith, S., 1928. — The Carboniferous coral *Nemistium edmondsi*, gen. et sp. n. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 10, **1** : 112-120, pl. 5.

Smith, S., et C. C. Yü, 1943. — A revision of the coral genus *Aulina* Smith and descriptions of new species from Britain and China. *Q. Jl geol. Soc. Lond.*, **99** : 37-61, pl. 8-10.

Stuckenberg, A., 1888. — Anthozoen und Bryozoen des Oberen Mittelrussischen Kohlenkalks. *Trudy geol. Kom.*, **5** (4) : 1-54, 4 pl.

— 1895. — Korallen und Bryozoen der Steinkohlenablagerungen des Ural und des Timan. *Trudy geol. Kom.*, **10** (3) : 1-244, 24 pl.

— 1904. — Anthozoen und Bryzoen des unteren Kohlenkalkes von Central-Russland. *Trudy geol. Kom.*, n.s., **14** : 1-109, 9 pl.

Sutherland, K. P., 1977. — Analysis of the Middle Carboniferous Rugose Coral genus *Petalaxis* and its stratigraphic significance. *Mém. BRGM*, **89** : 185-189, pl. I.

Termier, H., et G. Termier, 1950. — Paléontologie marocaine : II : Invertébrés de l'ère Primaire. Fasc. I : Foraminifères, Spongiaires et Coelentérés. *Notes Mém. Serv. Mines Carte géol. Maroc*, **73**, Hermann et Cie, Paris, 1 vol., 220 p., 51 pl.

Thomson, J., 1883. — On the development and generic relation of the corals of the Carboniferous System of Scotland. *Proc. R. phil. Soc. Glasg.*, **14** : 296-520, 14 pl.

— 1887. — On the occurence of species of the genus *Diphyphyllum*, Lonsdale, in the Lower Carboniferous Strata of Scotland... *Q. Jl geol. Soc. Lond.*, **43** : 33-39, pl. 4, 5.

Thomson, J., et H. A. Nicholson, 1876. — Contributions to the study of the chief generic types of the Palaeozoic corals. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 4, **17** : 290-305, pl. 12, 14-17.

Vassiljuk, N. P., 1960. — (Coraux du Carbonifère inférieur du bassin du Donetz.) *Trudy Inst. geol. Nauk, USSR*, sér. Strat. Paleont., **13** : 1-179, pl. 1-42.

Vaughan, A., 1905. — The palaeontological sequence in the Carboniferous Limestone of the Bristol area. *Q. Jl geol. Soc. Lond.*, **61** : 181-307, pl. 22-29.

Volkova, M. S., 1941. — (Coraux du Carbonifère inférieur du Kazakhstan central.) *Mater. Geol. polez. Iskop. vost. Kazakhstana*, **11** : 1-119, 14 pl.

Wells, J. W., 1963. — Coral growth and geochronometry. *Nature*, **197** : 948-950.

Yü, C. C., 1934. — Lower Carboniferous corals of China. *Palaeont. sin.*, ser. B., **12** (3) : 1-211, 24 pl.

— 1937. — The Fengninian (Lower Carboniferous) corals of South China. *Mem. natn. Res. Inst. Geol., Shanghai*, **16** : i-iv + 1-111, 12 pl.

Manuscrit déposé le 2 mai 1979.

Toutes les figures (planches I à VI) se rapportent à des spécimens-types de Milne-Edwards *et* Haime, *dont la position géographique et stratigraphique peu précise est discutée dans le texte.*

Les échantillons figurés appartiennent aux collections de l'Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (IP), *de l'Institute of Geological Sciences, Leeds, Angleterre* (GSM) *et de l'University Museum, Oxford, Angleterre* (OUM).

(Planche I, 1-5 : clichés D. Serrette, *Muséum, Paris. Les autres photographies sont des auteurs.)*

PLANCHE I

1. — *Lithostrotion* (*Siphonodendron*) *phillipsi* M.-E. et H., 1851. (Éch. IP Z 95 a, lectotype).
Partie de la colonie correspondant à la figure originale de Milne-Edwards et Haime (1852, pl. 39, fig. 3) (× 1). *L.* (*S.*) *phillipsi* est mis ici en synonymie avec *L.* (*S.*) *martini* M.-E. et H. 1851. (Voir discussion dans le texte.)

2-5. — *Lithostrotion maccoyanum* M.-E. et H., 1851. (Éch. IP Z 87 bis a, lectotype.)
2 : Partie de la surface distale de la colonie, ressemblant à la figure 2 de Milne-Edwards et Haime (1852, pl. 42) (× 1).
3 : Partie de la surface proximale de la colonie, correspondant à la figure originale de Milne-Edwards et Haime (1852, pl. 42, fig. 2 a) (× 1).
4 et 5 : Détails de la surface distale, montrant la morphologie des calices (× 5).

6-7. — « *Petalaxis* » *portlocki* (M.-E. et H., 1851). (Éch. IP Z 86 a, holotype.)
6 : Vue latérale correspondant à la figure originale de Milne-Edwards et Haime (1852, pl. 38, fig. 4). Remarquer les stries et bourrelets de croissance de ce polypiérite prismatique détaché d'une colonie massive (× 3).
7 : Vue distale du polypiérite, correspondant à la figure 4 a de Milne-Edwards et Haime. Celle-ci avait été régularisée et arrangée par le dessinateur par rapport à l'échantillon figuré ici (× 3). « *P* ». *portlocki* est considéré ici comme synonyme de *Lithostrotion decipiens* (M'Coy, 1849). (Voir discussion dans le texte.)

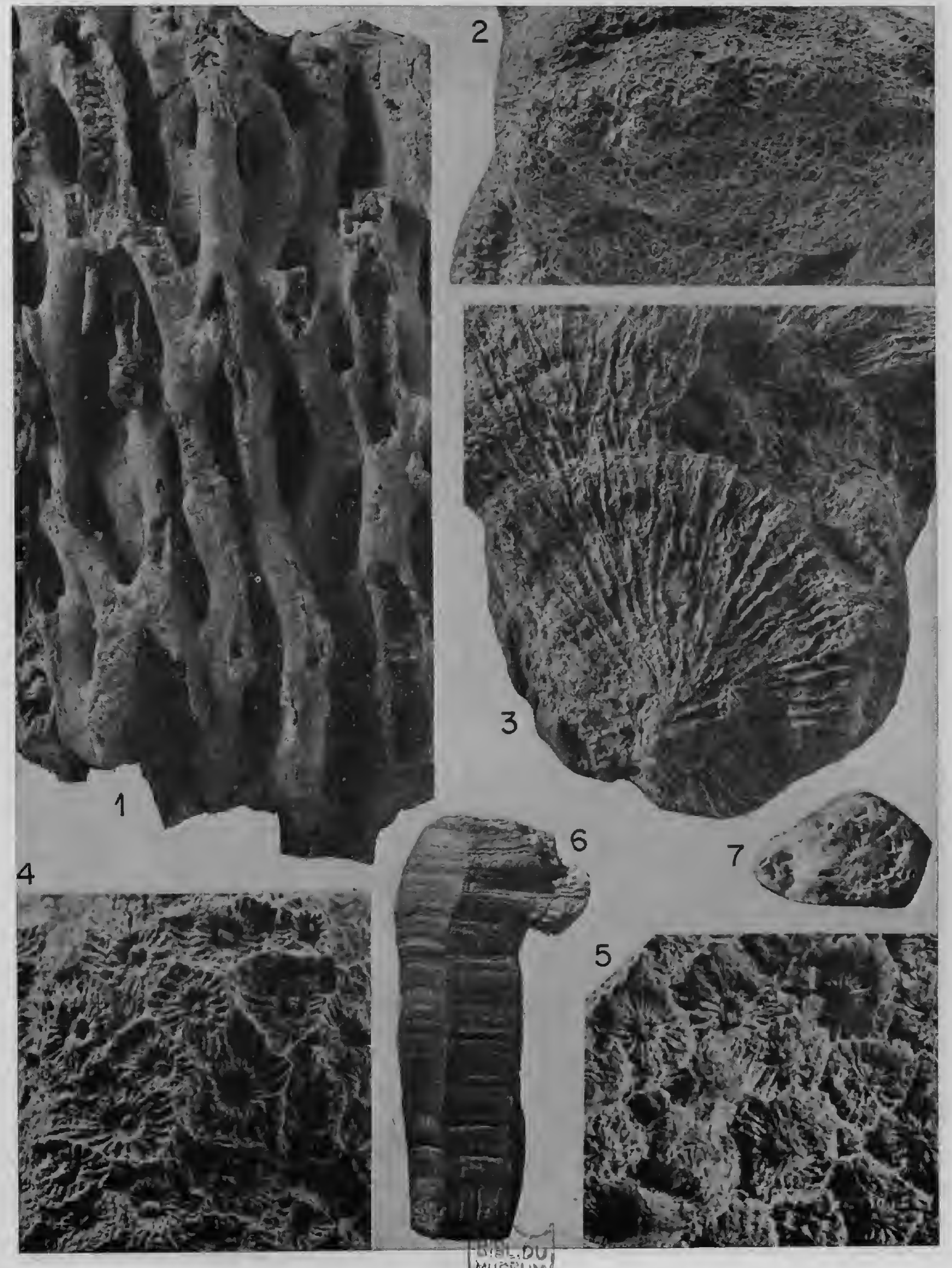


PLANCHE I

PLANCHE II

Lithostrotion maccoyanum M.-E. et H., 1851. (Éch. IP Z 87 bis a, lectotype.) Lame transversale T_1.

1\. — Partie moyenne de la section montrant différents stades de bourgeonnement et deux polypiérites « diphyphylloïdes » (× 8).

2 et 3. — Détails de la même lame, montrant différentes formes de columelle (× 25).

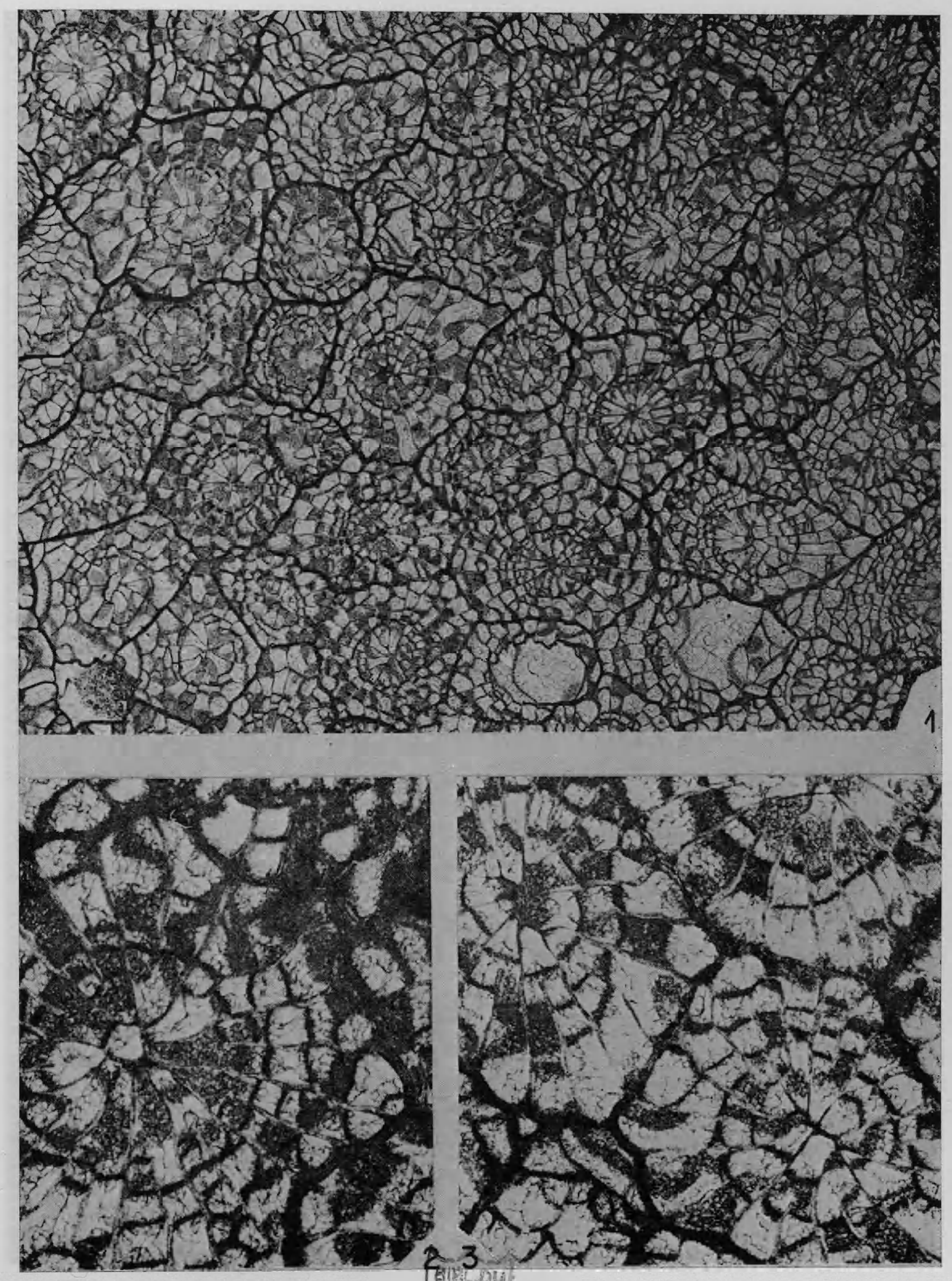


PLANCHE II

PLANCHE III

Lithostrotion maccoyanum M.-E. et H., 1851. (Éch. IP Z 87 bis a, lectotype.)

1 à 4. — Coupes longitudinales (× 8) : 1, 2, lame L_3 ; 3, 4, lame L_1. Remarquer la columelle variable en épaisseur et les planchers complets ou plus rarement incomplets. La figure 2 montre un stade « diphyphylloïde » à septarium et dissépimentarium dégénérés.

5. — Lame T_2, coupe transversale (× 8).



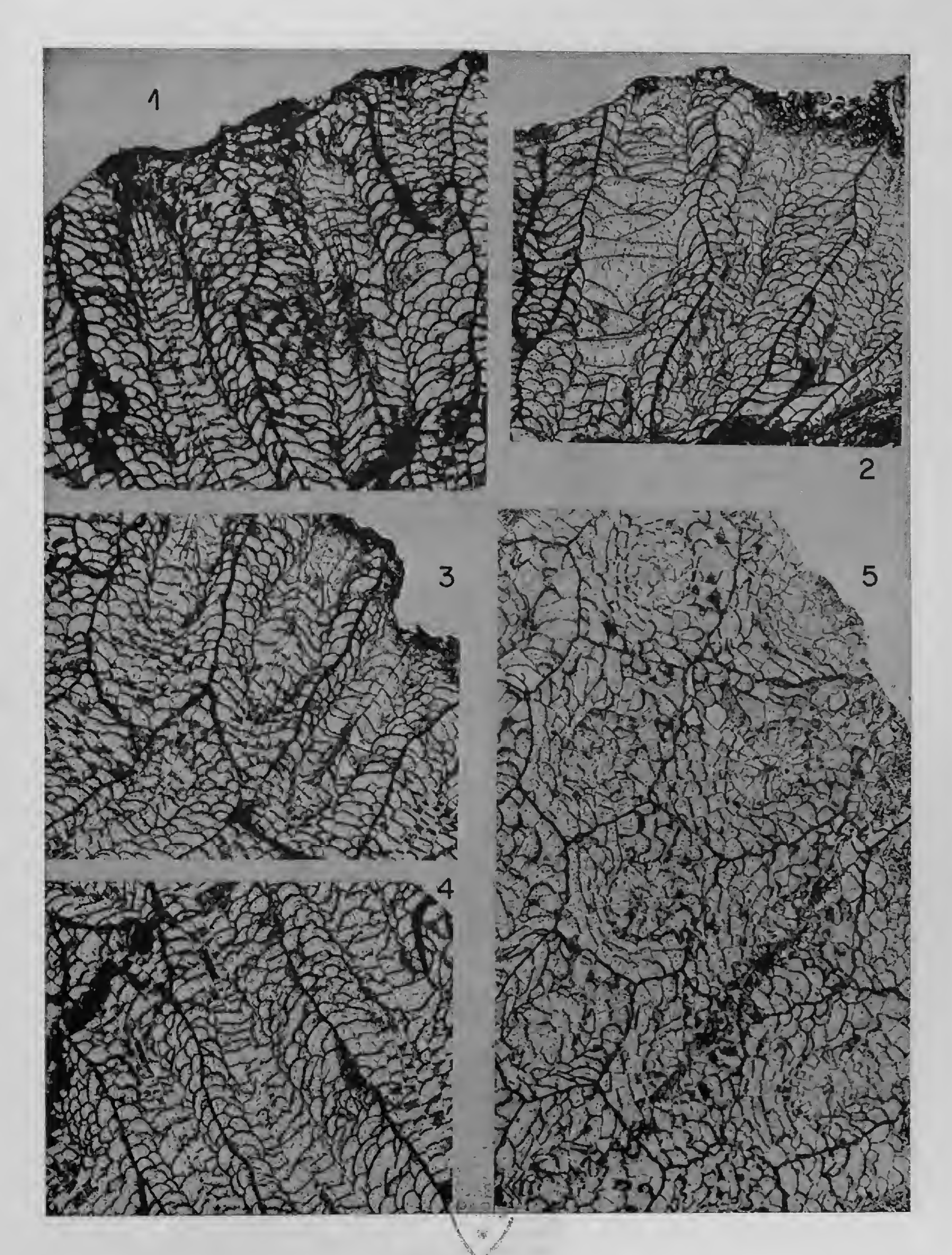
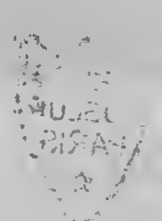


PLANCHE III

PLANCHE IV

1-3. — *Lithostrotion maccoyanum* M.-E. et H., 1851.
1 : Éch. GSM 36900, paralectotype. Lame PF 689. Coupe transversale (× 8). Remarquer la présence de quelques polypiérites « diphyphylloïdes » à septarium dégénéré et grands dissépiments lonsdaléioïdes.
2, 3 : Éch. IP Z 87 bis a, lectotype. Lame L_1 (× 12). Détails montrant les cassures subies par le polypier durant sa vie. La fracture n'interrompt pas l'ensemble des éléments. Le dissépimentarium est perturbé mais par endroits continu. Le polypier s'est reconstitué au-dessus de la zone endommagée.

4-5. — « *Petalaxis* » *portlocki* (M.-E. et H., 1851). (Éch. IP Z 86 a, holotype). Coupes transversale et longitudinale (× 8). Cette espèce est mise en synonymie avec *Lithostrotion decipiens* (M'Coy). (Voir explications dans le texte.)



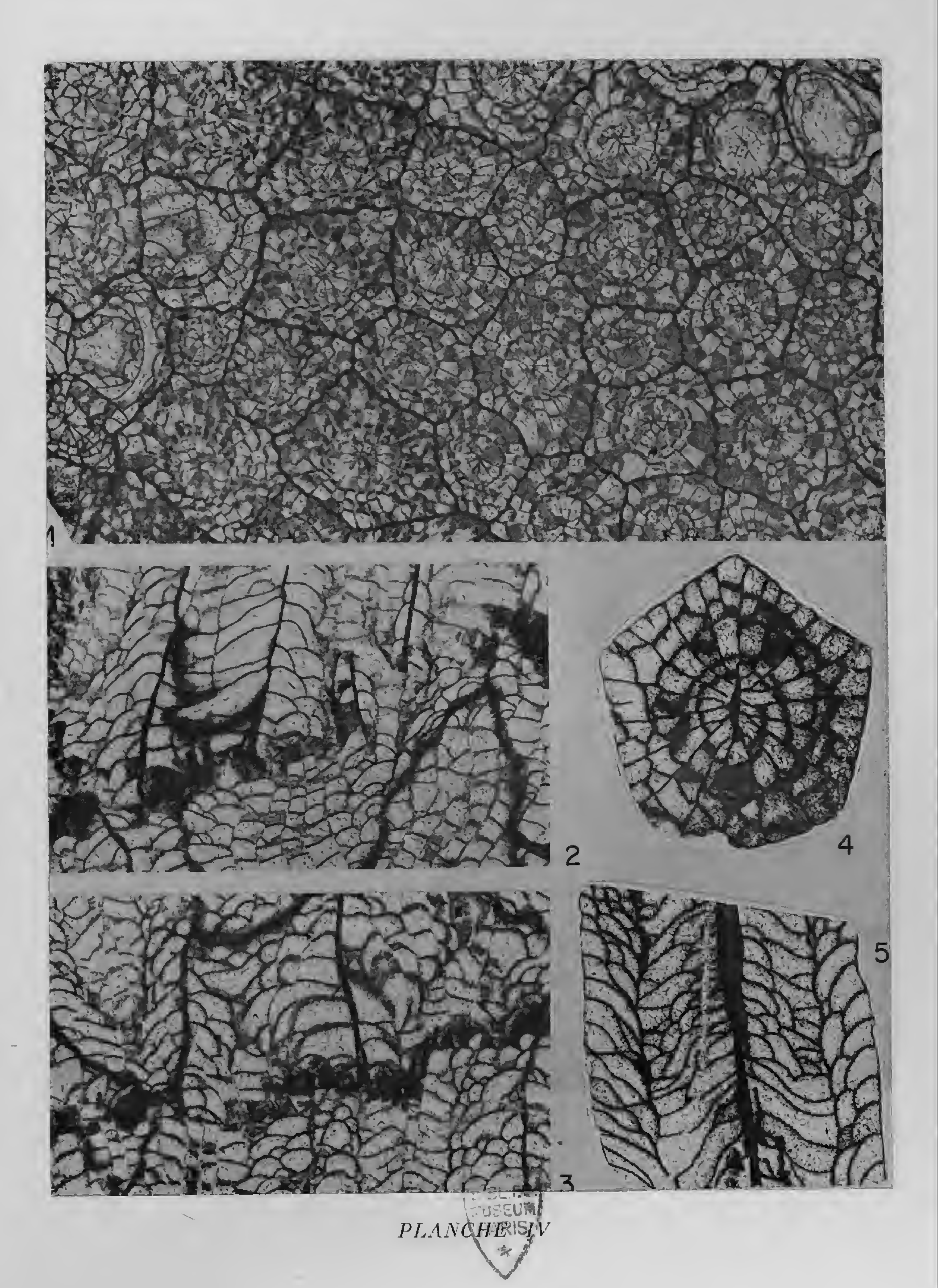


PLANCHE IV

PLANCHE V

Lithostrotion (*Siphonodendron*) *martini* M.-E. et H., 1851.

1. — Reproduction, grandeur nature, de la figure 2b de MILNE-EDWARDS et HAIME (1852, pl. 40). Ce dessin a été fait d'après un polissage d'une partie de la même colonie que celle de l'échantillon OUM E 1446, partie qui n'a pas été retrouvée. A défaut d'une meilleure coupe, il montre la disposition générale des polypiérites en coupe transversale, et notamment leurs anastomoses fréquentes. Le nombre de septes, probablement inexact — le septarium est fortement schématisé — ne correspond pas à celui du lectotype.(Voir explications dans le texte.)

2-4. — Éch. OUM E 1446, lectotype.

2 : Polissage longitudinal d'origine, correspondant à la figure 2 e de MILNE-EDWARDS et HAIME (1852, pl. 40) (× 1).

3 : Détail de l'un des polypiérites (× 5).

4 : Coupe oblique (environ 45°) pratiquée à travers la partie supérieure du lectotype. (Lame E 1446/p1) (× 5).



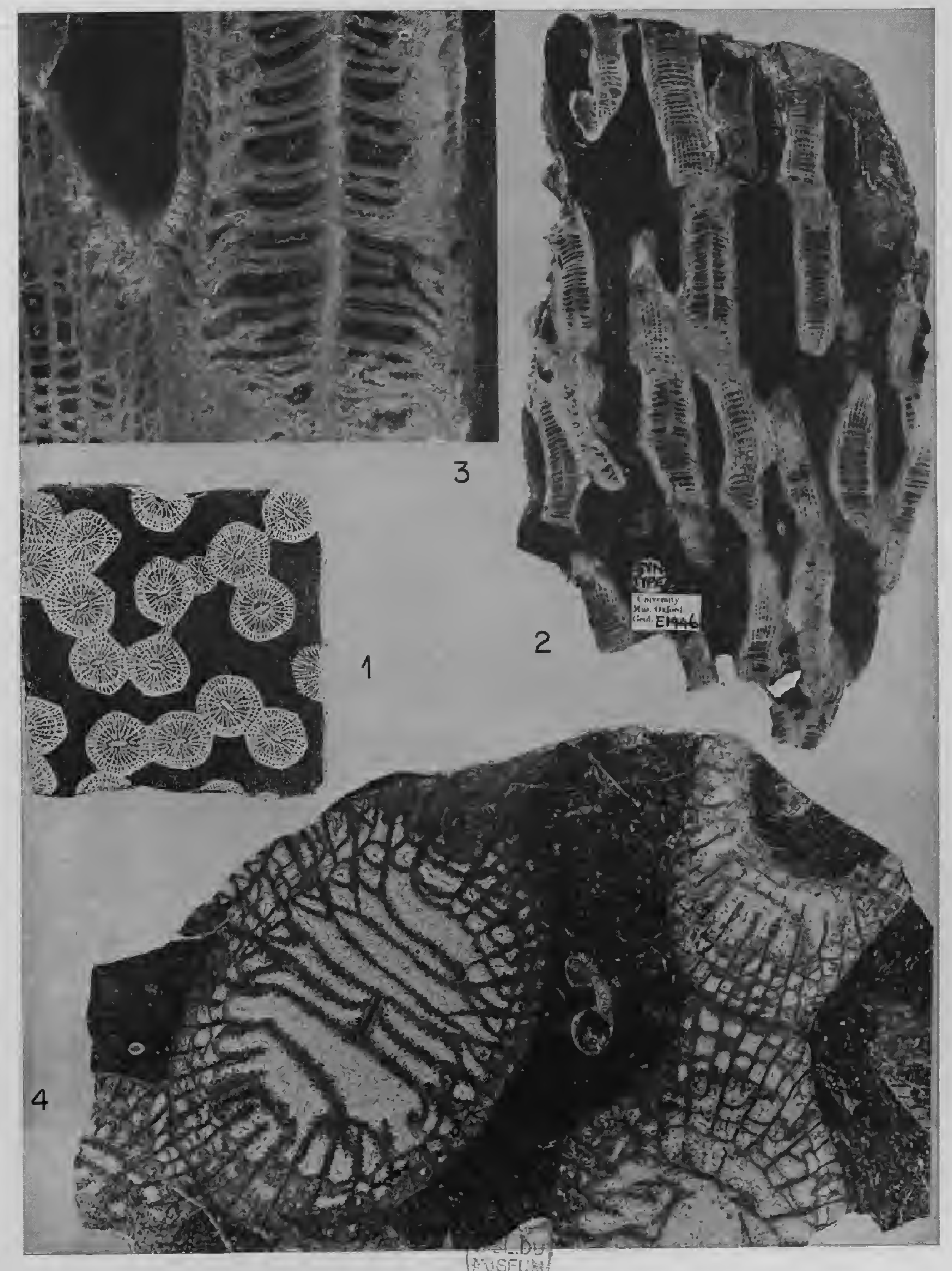


PLANCHE V

PLANCHE VI

1-5. — *Lithostrotion* (*Siphonodendron*) *phillipsi* M.-E. et H., 1851. (Éch. IP Z 95 a, lectotype.)
1 et 2 : coupes transversales T_3 et T_1 ; 3, 4, 5 : coupes longitudinales L_1, L_3 et L_4 (× 5). Cette espèce est mise en synonymie avec *L.* (*S.*) *martini* M.-E. et H., 1851. (Voir explications dans le texte.)

6 et 7. — *Lithostrotion* (*Siphonodendron*) *martini* M.-E. et H., 1851. (Éch. OUM E 1446, lectotype.)
Détails du polissage original. (× 5) Dans la figure 7, remarquer les septes amplexoïdes noyés dans la gangue transparente.

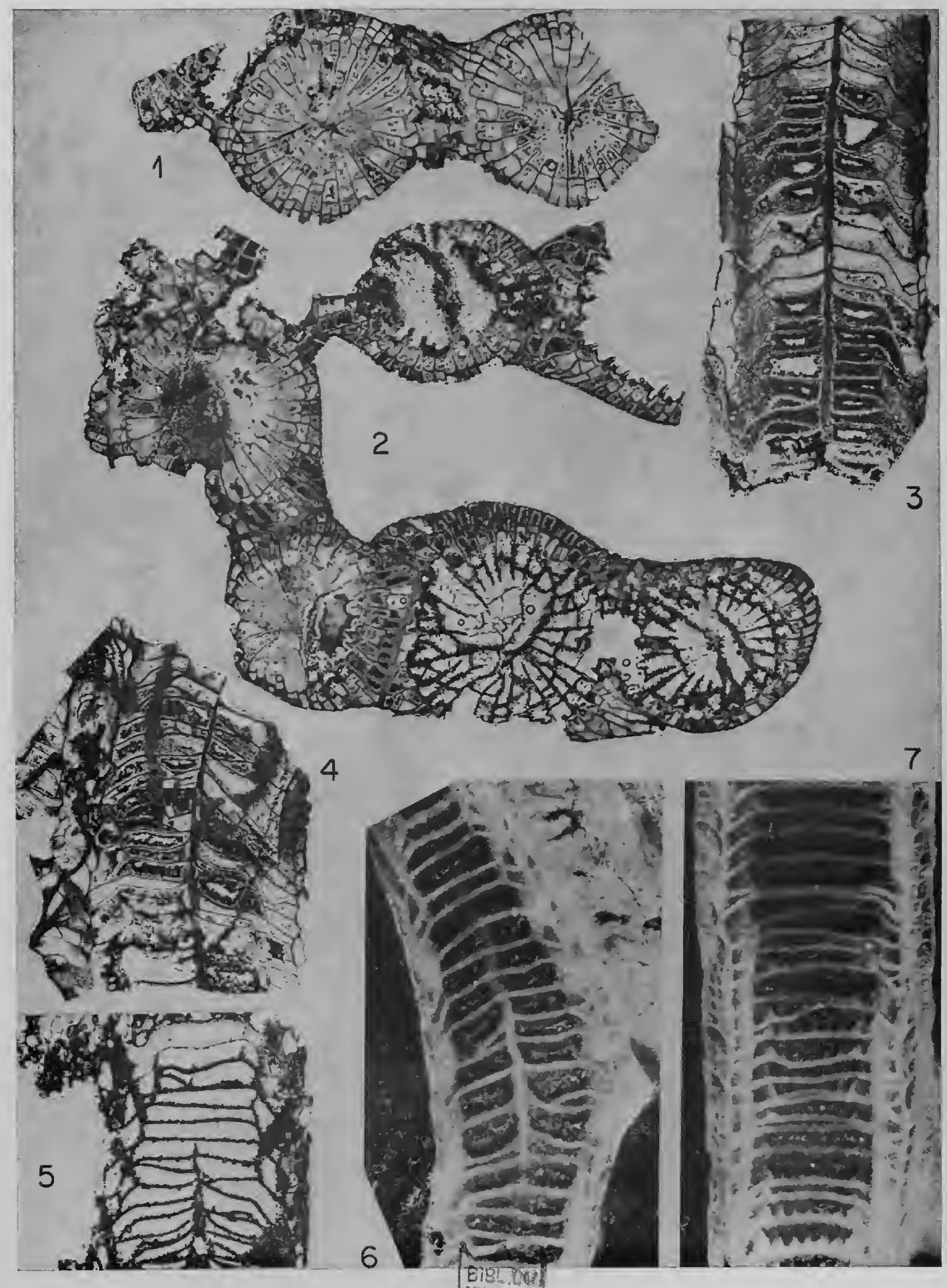


PLANCHE VI

Achevé d'imprimer le 30 septembre 1979.

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle* 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.